PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

ZWEITE AUFLAGE

Verlag von Ferdinand Enke in Stuttgart

LEITFADEN
DER
PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN.

LEITFADEN

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

FÜR

STUDIRENDE DER MEDICIN

VON

Professor **F. SCHENCK** u. Dr. phil. et med. **A. GÜRBER**,
Assistenten am physiologischen Institut in Würzburg.

MIT 49 ABBILDUNGEN.

Zweite Auflage.



STUTTGART.
VERLAG VON FERDINAND ENKE.
1900.

Uebersetzung ins Italienische von
Dr. Alessio Nazari, Assistent des physiologischen Instituts in Rom.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Aus dem Vorwort zur ersten Auflage.

Unter den Studierenden der Medizin besteht vielfach, wie wir aus öfter an uns gerichteten Fragen entnommen haben, der Wunsch nach einem Leitfaden der Physiologie des Menschen, der die wichtigsten Lehrsätze in knapper Form enthält und dem Anfänger die Uebersicht über dieses Gebiet erleichtert. Es gibt allerdings schon solche Kompendien — wir nennen die von Oestreich, Breitenstein, Schmidt, Peter u. a. Diese können jedoch wohl nicht ernstlich als Lehrmittel für den physiologischen Unterricht in Betracht kommen; denn sie enthalten manche recht grobe Fehler. Trotzdem werden sie viel von den Studierenden benutzt. Es erschien uns der Versuch angebracht, diesen Büchern Konkurrenz zu machen, und wir haben aus dem Grunde das vorliegende Buch, einer Aufforderung der Verlagsbuchhandlung folgend, geschrieben.

Was die Anordnung des Stoffes anlangt, so glauben wir nicht wesentlich von dem hergebrachten bewährten System abgewichen zu sein. Unser Bestreben war, möglichst das in den Vordergrund der Darstellung zu bringen, was als thatsächlich allgemein anerkannt gilt, dagegen auf eine Diskussion unentschiedener Fragen nicht einzugehen. Freilich war es nicht ganz zu vermeiden, auch hier und da Hypothetisches zu streifen.

Die physiologische Methodik ist nur kurz behandelt, vielfach sogar nur mit wenigen Worten angedeutet. Eine ausführliche Beschreibung der Methoden und Apparate entsprach nicht dem beabsichtigten Umfange des Buches und durch eine kürzere Darstellung der Methodik wäre vielleicht bei dem Studierenden die irrige Ansicht erweckt worden, dass nur Weniges zum Verständnis derselben erforderlich sei. Er erschien uns ein kurzer Hinweis meist

genügend, weil der Studierende daraus am ehesten entnehmen kann, dass unser Buch durchaus nicht alles enthält, was er wissen muss, und dass das Studium des Buches vielleicht den Ueberblick über das Gesamtgebiet der Physiologie erleichtert, aber keineswegs den Besuch der Kollegien und Kurse, sowie die Benutzung eines grösseren Lehrbuchs ersetzen kann.

Die Figuren des Buches sind meist Nachbildungen von solchen Figuren, die sich in bekannten Lehrbüchern und Originalabhandlungen finden.

Ganz besonderen Dank schulden wir Herrn Professor Fick, der uns bei der Abfassung des Buches mit seinem Rate zur Seite stand.

Würzburg, im Oktober 1897.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die freundliche Aufnahme, die unser Leitfaden in den Kreisen der Fachgenossen gefunden hat, lässt uns hoffen, dass unsere Absicht, der für den physiologischen Unterricht ungeeigneten Kompendienlitteratur Konkurrenz zu schaffen, als berechtigt anerkannt worden ist. Aus der Thatsache, dass bald eine zweite Auflage nötig geworden ist, glauben wir ferner auch schliessen zu dürfen, dass das Buch den Bedürfnissen der Studierenden entspricht. Wir sind daher bei der Bearbeitung der zweiten Auflage bestrebt gewesen, der ursprünglich gestellten Aufgabe treu zu bleiben.

Würzburg, im März 1900.

Professor F. Schenck. Dr. A. Gürber.

Inhaltsverzeichnis.

3. Teil.

Fortpflanzung und Entwickelung.

Einleitung.

Die Physiologie ist die Lehre vom normalen Leben. Sie wird eingeteilt in:

1. allgemeine Physiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Lebenseigenschaften oder vom Wesen der lebendigen Substanz;

2. spezielle Physiologie, d. i. die Lehre von den Lebenserscheinungen der einzelnen Lebewesen (z. B. Mensch, Tiere, Pflanzen) und der einzelnen Organe dieser Lebewesen.

Das Folgende enthält die Hauptsätze der Physiologie des Menschen. Zur Einleitung sei ein kurzer Ueberblick über die allgemeine Physiologie vorausgeschickt.

Allgemeine Physiologie.

§ 1. **Stoff- und Kraftwechsel. Reizbarkeit.**

Die **lebendige Substanz** enthält keine anderen Elementarstoffe und Kräfte, als die leblose Natur. Es gibt keine besondere „Lebenskraft“. Die Lebenseigenschaften beruhen auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Konstitution dieser Substanz ist nicht bekannt; fraglich ist sogar, ob die lebendige Substanz ein chemisches Individuum oder ob sie ein Gemisch verschiedener Körper ist.

Die Lebensvorgänge bestehen in chemischen und physikalischen Prozessen, dem Stoff- und Kraftwechsel.

Der **Stoffwechsel** besteht darin, dass die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, aus denen ihr Körper aufgebaut ist, fortwährend spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydieren, wo-

bei einfache Verbindungen (Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und einfache Ammoniakderivate, z. B. Harnstoff) entstehen **(Dissimilation)**, anderseits ihre Körpersubstanz wieder aufbauen aus Substanzen der Aussenwelt **(Assimilation)**.

Das Assimilationsvermögen ist bei verschiedenen Lebewesen verschieden gross. Chlorophyllhaltige Pflanzen vermögen im Sonnenlicht sehr einfache anorganische Verbindungen (z. B. Kohlensäure, Wasser, salpetersaure Salze) unter Abspaltung von Sauerstoff zu assimilieren. Gewisse Bakterien können sogar den freien Stickstoff der Luft assimilieren. Tiere dagegen bilden ihre Körpersubstanz nicht aus anorganischen, sondern aus organischen Verbindungen, die sie als Nahrung dem Pflanzenreich entnehmen. Der Tierkörper vermag immerhin aus den aufgenommenen organischen Nahrungsstoffen durch Reduktion und synthetische Prozesse organische Verbindungen höherer Art zu bilden. Eine im Tierkörper sicher nachgewiesene Reduktionssynthese ist z. B. die Bildung von Fett aus Kohlehydraten.

Die Dissimilationsprodukte des Tierreichs können von Pflanzen wieder assimiliert werden und zwar Kohlensäure und Wasser direkt, die Ammoniakderivate erst, nachdem sie durch gewisse, im Boden vorkommende Bakterien in salpetersaure Salze umgewandelt sind.

So vollzieht sich ein Kreislauf des Kohlenstoffs, Wasserstoffs und Stickstoffs durch die Welt der Lebewesen.

Für die physiologische Verbrennung ist nicht, wie für die Verbrennung der Kohle im Ofen, stete Zufuhr freien Sauerstoffs nötig. Frösche können z. B. längere Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben; sie bestreiten in diesem Falle ihr Sauerstoffbedürfnis aus einem Vorrat von Sauerstoff, den sie in chemischer Bindung in ihrem Körper aufgespeichert haben. Manche Lebewesen, z. B. die anaëroben Bakterien, können überhaupt in einem sauerstofffreien Medium leben und doch Kohlensäure bilden; sie entnehmen den hierzu nötigen Sauerstoff den sauerstoffhaltigen Verbindungen ihrer Umgebung. Die Intensität der physiologischen Verbrennung kann nicht durch vermehrte Sauerstoffzufuhr gesteigert werden, wie die Intensität des Feuers im Ofen.

Die Lehre vom **Kraftwechsel** gründet sich auf das von J. R. Mayer und H. Helmholtz entdeckte Gesetz der Erhaltung der Kraft, welches aussagt, dass die Summe aller Kräfte im Weltall immer konstant bleibt, dass also nie Kraft entsteht oder verschwindet, sondern nur Umwandlung einer Kraftform in eine andere erfolgt.

Bei der Dissimilation erfolgt eine Umwandlung der in den organischen Substanzen enthaltenen chemischen Spannkraft in leben-

dige Kraft, hauptsächlich in Wärme und in mechanische Arbeit, in geringem Masse auch in elektrische Kräfte (z. B. bei elektrischen Fischen) und Licht (z. B. bei Leuchtkäfern). Die bei der Dissimilation frei werdende lebendige Kraft befähigt den lebenden Körper zu seinen Leistungen.

Bei der Assimilation wird lebendige Kraft in chemische Spannkraft umgewandelt und in den gebildeten organischen Substanzen aufgehäuft. Diese Kraft entstammt in letzter Instanz dem Sonnenlicht. Nur im Sonnenlicht vermögen die chlorophyllhaltigen Pflanzen zu assimilieren, jedoch nur in den roten und gelben, nicht aber in den grünen, blauen und violetten Lichtstrahlen.

Alle Kraft, die die Lebewesen zu ihren Leistungen befähigt, ist demnach in chemische Spannkraft umgewandeltes Sonnenlicht.

Der Stoff- und Kraftwechsel der Lebewesen kann von aussen her beeinflusst werden durch chemische und physikalische Einwirkungen.

Besonders wichtig sind die Einflüsse, welche die Dissimilation steigern, sie heissen erregende Mittel oder **Reize**. Die Dissimilationssteigerung durch Reize heisst **Erregung**. Der äussere Ausdruck der Erregung ist die Thätigkeit. Die Fähigkeit der lebendigen Substanz, durch Reize erregt zu werden, heisst **Erregbarkeit** oder **Reizbarkeit.**

Beispiel: Ein Muskel, durch einen elektrischen Strom in Erregung versetzt, geht aus dem Ruhezustand über in den Zustand der Thätigkeit; dabei sind die Verbrennungsprozesse erheblich gesteigert, der Muskel verkürzt sich und leistet Arbeit.

Der Reiz führt dem erregten Gebilde nicht die bei der Erregung frei werdende Kraft erst zu, sondern löst nur die Umsetzung schon vorhandener chemischer Spannkraft in lebendige Kraft aus, gerade so wie der Zünder einer Kanone die Pulverexplosion auslöst. Deshalb ist die Erregungsgrösse nicht proportional der Reizgrösse.

Eine Erregung, die an irgend einem Punkte eines erregbaren Gebildes, z. B. einer Muskelfaser entsteht, kann sich durch Reizleitung von da in dem Gebilde ausbreiten.

Die **Reize** sind einzuteilen in:

1. chemische, die durch chemische Einwirkung auf die erregbare Substanz deren Dissimilation veranlassen. Elektrische Reize wirken nach Art der chemischen, weil der Strom durch Polarisationen an der Stelle seines Ein- und Austrittes in das erregbare

Gebilde chemische Veränderungen bewirkt, die die Erregung zur Folge haben können;

2. physikalische, und zwar mechanische (Stoss, Zerren), thermische (Erwärmen) und photische (Licht, das z. B. die Netzhaut erregt). Die Wirkung dieser physikalischen Reize lässt sich auf ein gemeinsames Prinzip zurückführen, d. i. die Erschütterung, durch welche die der Erregung entsprechende chemische Umsetzung ausgelöst wird.

Substanzen, die durch Erschütterung zersetzt werden, sind die Explosivkörper, d. s. Verbindungen mit labiler Bindung der Atome, die bei der Zersetzung in stabilere Verbindungen zerfallen. Die erregbare Substanz der Lebewesen ist vielleicht auch solch eine labile Verbindung.

Einflüsse, die den Stoff- und Kraftwechsel herabsetzen, heissen lähmende Mittel und ihr Effekt heisst **Lähmung.** Der Lähmungszustand, in dem die Lebensäusserungen ganz aufhören, ohne dass jedoch die Lebensfähigkeit vernichtet ist, heisst latentes Leben oder **Biostition.** In Biostition befinden sich z. B. manche Lebewesen bei den niedrigsten, dem Leben noch nicht schädlichen Temperaturen, ferner eingetrocknete Pflanzensamen, Sporen der Bakterien.

Starke Erregung kann auch Ursache von Lähmung sein, die man dann **Ermüdung** oder Erschöpfung nennt, und die teils durch zu grossen Verbrauch des erregbaren Materials, teils durch schädliche Wirkung der im erregbaren Gebilde angehäuften Dissimilationsprodukte (Ermüdungsstoffe) bedingt ist. Ein in Ruhe gelassenes ermüdetes Gebilde erholt sich durch Wiederersatz des erregbaren Materials und durch Entfernung der Ermüdungsstoffe.

§ 2. Physiologische Bedeutung der Formelemente der Lebewesen.

Mit der eigenartigen chemischen Konfiguration der lebendigen Substanz hängt auch die Struktur oder Organisation der Lebewesen zusammen.

Die Strukturelemente, aus denen alle Lebewesen aufgebaut sind, heissen **Zellen.** Die charakteristischen Bestandteile jeder Zelle sind:

1. das **Protoplasma,** eine gallertige Masse, die besteht aus einer flüssigen Grundsubstanz und festen Bestandteilen (Protoplasmagerüst, Körnchen, Chromatophoren und sonstige Einschlüsse);

2. ein oder mehrere im Protoplasma befindliche **Kerne,** meist kuglige Gebilde, bestehend aus Kerngerüst, Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen.

Protoplasma und Kern sind die Träger des Lebens.

Die Zellen, aus denen die Lebewesen bestehen, sind physiologisch sehr ungleichwertig. Vom physiologischen Gesichtspunkte kann man sie einteilen in zwei Gruppen:

1. Zellen, die für sich allein existenzfähige Lebewesen (physiologische Individuen) sind, z. B. alle einzelligen Organismen (Protisten), das sind Zellen, denen alle physiologischen Verrichtungen zukommen, die zur Erhaltung des Lebens nötig sind.

Einfachere physiologische Individuen als Zellen sind uns nicht bekannt. Teile von Zellen (abgetrennte Protoplasmastücke, einzelne Kerne) sind für sich allein nicht existenzfähig.

2. Zellen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen, als den Gliedern eines Organismus, einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von Zellen anderer Art übernommen sind. Hier bilden viele Zellen zusammen das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nötigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums verteilt. Da in solchen Zellen die besonders ausgebildeten physiologischen Verrichtungen fast rein hervortreten, so sind diese Zellen physiologisch einfacher, aber deshalb auch unselbständiger, als einzellige Individuen.

Alle aus vielen physiologisch differenten Zellen bestehenden Organismen entwickeln sich übrigens aus undifferenzierten Zellen. Die physiologische Differenzierung ist von einer morphologischen Differenzierung begleitet, die in den verschiedenen Zellformen zum Ausdruck kommt.

Wenn auch infolge der Arbeitsteilung den verschiedenen Zellarten verschiedene Funktionen zukommen, so müssen doch diejenigen physiologischen Verrichtungen allen Zellarten gemeinsam sein, welche gebunden sind an die für alle Zellen charakteristischen Bestandteile. Diese physiologischen Verrichtungen bestehen im allgemeinen in den organisatorischen Vorgängen, die den Wiederersatz der verbrauchten Substanzen und die Fortpflanzung bezwecken.

Diese organisatorischen Vorgänge werden beherrscht vom Zellkern. Der Zellkern der Geschlechtszellen ist auch Träger der erblichen Eigenschaften der Organismen.

Die Sonderung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma ist der morphologische Ausdruck einer physiologischen Arbeitsteilung zwischen dem vorwiegend mit dem Organisationsvermögen ausgestatteten Kern und dem vorwiegend der Reaktion auf äussere Einwirkungen dienenden Protoplasma.

§ 3. Wachstum und Tod. Entstehung und Entwickelung der Lebewesen.

Ueberwiegt in einem Lebewesen die Assimilation und der Ansatz der Assimilationsprodukte über die Dissimilation, so erfolgt **Wachstum** des Organismus; überwiegt die Dissimilation, so erfolgt Körperschwund. Bei jedem Lebewesen überwiegt anfangs die Assimilation, der Körper wächst; später lässt die Assimilationsfähigkeit nach, es kommt zum Körperschwund, was zur Folge hat, dass der **physiologische Tod** oder der Tod an Altersschwäche eintritt.

Ein neues Lebewesen entsteht zur Zeit nur dadurch, dass ein abgetrennter Teil eines schon bestehenden Lebewesens entweder für sich allein oder nach Vereinigung mit einem Teile eines zweiten gleichartigen Lebewesens wächst und sich zu dem neuen Lebewesen entwickelt. Das Leben pflanzt sich vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus fort.

Ueber die Art der Entstehung der ersten Lebewesen auf der Erde, von denen alle späteren abstammen, ist noch nichts bekannt.

Die morphologischen Erscheinungen bei dem Wachstum und der Neubildung von Lebewesen sind die Zellvermehrung und Formentwickelung.

Die Zellen vermehren sich durch Teilung.

Dabei teilt sich der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppierte Teile. Die Kernteilung erfolgt entweder direkt durch Einschnürung des Kernes, oder indirekt dadurch, dass das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken, knäuelförmig gewundenen Faden; dieser Faden wird durch Querteilung in eine Zahl von Segmenten zerlegt, jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes, die andere an der Bildung des anderen Kernes beteiligt. Von bestimmendem Einfluss bei der indirekten Kernteilung sind die Zentralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kernteilung in zwei sogenannte Polkörperchen teilen und durch Fibrillen, die von ihnen ausgehen, die Richtung, in der die Kernfragmente nach der Teilung auseinandergehen, bestimmen. (Näheres in den Lehrbüchern der Histologie.)

Die Neubildung von Organismen erfolgt entweder dadurch, dass einzelne vom Mutterorganismus durch Zellteilung losgetrennte Zellen für sich allein selbständig weiter existieren und wachsen (ungeschlechtliche Zeugung, Zeugung durch Teilung oder Knospung), oder dadurch, dass zwei Zellen, die einem oder zwei (geschlechtlich verschiedenen) Lebewesen derselben Art entstammen, sich zu einem

Lebewesen vereinigen (geschlechtliche Zeugung, Vereinigung von Ei- und Samenzelle).

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ist die Befruchtung. Dabei verschmelzen die Kerne beider Zellen zu einem Kern. Aus der befruchteten Eizelle wächst dann der neue Organismus durch Zellteilung, verbunden mit Zelldifferenzierung, heran.

Bei manchen Arten von Lebewesen (z. B. Gefässkryptogamen, Hydromedusen) wechseln Generationen miteinander ab, von denen die eine sich ungeschlechtlich, die andere geschlechtlich fortpflanzt (Generationswechsel).

Die Formentwickelung des einzelnen Lebewesens **(Ontogenese)** erfolgt so, dass der aus der einfachen Zelle oder der vereinigten Ei- und Samenzelle entstehende Tochterorganismus sich zu einer dem Mutterorganismus gleichen oder wenigstens sehr ähnlichen Form entwickelt. Der Mutterorganismus überträgt durch **Vererbung** seine Eigenschaften auf den Tochterorganismus.

Die zur Zeit existierenden Arten von Organismen haben nicht vom Beginn der Existenz des Lebendigen an schon bestanden, sondern sind durch Entwickelung aus einfacheren Formen von Lebewesen im Laufe der Zeit hervorgegangen (Entwickelung der Art, **Phylogenese**).

Die Formen, die der wachsende Einzelorganismus bei der Ontogenese nacheinander annimmt, sind ähnlich den Formen, die die erwachsenen Organismen im Laufe der Phylogenese nacheinander hatten. Die Ontogenese ist eine kurze Wiederholung der Phylogenese (Biogenetisches Grundgesetz von Haeckel).

Die Ursache der Formentwickelung liegt in der Variabilität des Baues und der Funktionen der lebendigen Gebilde, d. h. im Grunde in der quantitativen und qualitativen Veränderlichkeit des Kraft- und Stoffwechsels. Die Ursache dieser Variabilität ist nicht bekannt.

Das Prinzip, aus dem die Selektionstheorie Darwins die Entstehung der Arten auf Grund der Variabilität erklärt, ist das der „natürlichen Auslese im Kampfe ums Dasein". Die Individuen einer Generation bestimmter Art unterscheiden sich infolge der Variabilität durch geringfügige Verschiedenheiten in ihrem Bau und ihren Funktionen. Den Kampf ums Dasein, den diese Individuen mit feindlichen Naturgewalten und anderen Lebewesen führen, überstehen diejenigen Individuen am besten, die dazu die günstigsten Eigenschaften haben. Diese Individuen sind daher am ehesten zu weiterer Existenz und zur Zeugung von Nachkommen auserlesen, auf welche sie die günstigen Eigenschaften vererben. Eine solche Auslese durch viele Generationen hindurch bringt schliesslich Organismen hervor, die jene Eigenschaften so stark entwickelt besitzen, dass sie von ihrem Stammorganismus wesentlich verschieden erscheinen.

Die dauernde Auslese der günstigsten Abweichungen führt zur Ausbildung solcher Wesen, die den äusseren Bedingungen in hohem Grade an-

gepasst sind. So entsteht die **Zweckmässigkeit,** die uns an vielen Organismen und Organen auffällt.

Die Darwinsche Theorie erklärt wohl die Entstehung der Arten auf Grund des Variabilitätsgesetzes, über die Ursache der Variabilität selbst, d. h. über die wesentlichste Vorbedingung zum Entstehen der Arten gibt sie aber keinen Aufschluss und kann deshalb auch nicht als eine vollgültige Erklärung der Phylogenese angesehen werden.

Das Prinzip der Darwinschen Theorie trifft zweifellos bei der Entstehung mancher Arten zu. Ob es allein zur Erklärung der Formentwickelung ausreicht, oder ob neben ihm auch noch andere äussere oder gar innere Ursachen bei der Phylogenese wirksam sind, muss dahingestellt bleiben.

Nach einer anderen Theorie (Lamarckismus) soll, wenn auf die Nachkommen eines Lebewesens durch viele Generationen hindurch irgend welche Einflüsse stetig in gleichem Sinne verändernd einwirken, eine Aenderung des Baues und der Funktionen resultieren können, die erblich wird und so zum Entstehen einer neuen Art führt.

Von einigen Autoren wird auch angenommen, dass von vorne herein eine gewisse Tendenz in der lebendigen Substanz zur Entwickelung und zur Vervollkommnung vorhanden gewesen sei.

§ 4. Körperliches Leben und Seelenleben.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die objektiv nachweisbaren Lebensvorgänge zu erforschen. Es gibt ausser den objektiv nachweisbaren Lebensvorgängen aber noch solche, die bloss subjektiv wahrzunehmen sind, das sind die Vorgänge des Seelenlebens, die Bewusstseinszustände und -vorgänge. Erforschung des Seelenlebens ist Aufgabe der Psychologie.

Psychische Vorgänge sind stets begleitet und abhängig von physiologischen Vorgängen im Zentralnervensystem. Es fällt natürlich der Physiologie die Aufgabe zu, das Wesen der physiologischen Vorgänge zu untersuchen, die mit psychischen verknüpft sind. Deshalb kann der Physiologe in der Lehre vom Zentralnervensystem und den Sinnesorganen die Thatsachen der Psychologie nicht unberücksichtigt lassen, wenn es auch nicht seine Aufgabe ist, die psychischen Erscheinungen zu erklären.

Entsprechend den Hauptlebenserscheinungen teilen wir die Physiologie des Menschen ein in:

1. die Lehre vom Stoffwechsel;
2. die Lehre vom Kraftwechsel und der Kraftauslösung;
3. die Lehre von der Fortpflanzung und Entwickelung.

---

1. Teil. **Stoffwechsel.**

Die brennbaren Bestandteile unseres Körpers erleiden fortwährend chemische Aenderungen, indem sie unter Zutritt des eingeatmeten Sauerstoffs verbrennen.

Die Verbrennungsprodukte werden aus den Geweben, in denen die Verbrennungen vor sich gehen, durch die Blut- und Lymphzirkulation entfernt und aus dem Körper ausgeschieden, und zwar die Kohlensäure gasförmig durch die Lungen, die anderen Endprodukte des Stoffwechsels durch Drüsen.

Damit der Körper auf seinem Bestande bleibt, muss ihm neues Brennmaterial von aussen her immer wieder zugeführt werden. Das geschieht durch die Aufnahme der Nahrungsstoffe, die durch die Verdauung aufnahmefähig gemacht und nach der Resorption durch das Blut den Geweben zugeführt und assimiliert werden.

Die Lehre vom Stoffwechsel umfasst demnach folgende Teile der Physiologie:

1. die chemischen Bestandteile des Körpers und ihre physiologische Bedeutung;
2. Blut, Blutgase und Atmung, Blutbewegung, Atembewegungen, Lymphe;
3. Sekretionen;
4. Ernährung, Nahrungsstoffe, Nahrungsmittel, Verdauung, Resorption und Assimilation der verdauten Nahrungsstoffe;
5. Uebersicht über den Gesamtstoffwechsel.

Kapitel I. **Chemische Zusammensetzung des menschlichen Körpers.**

Der Körper besteht aus 15 Elementen, die ungefähr in folgenden Mengen vorkommen:

Kohlenstoff:	18.5 %,	Sauerstoff:	65,0 %
Wasserstoff:	11,0 „	Stickstoff:	2,5 „

Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Fluor, Silicium, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; letztere Elemente zusammen 3 %.

Eisen enthält ein erwachsener Mensch etwa 3 g. Andere Elemente, die gelegentlich in Spuren zu finden sind, müssen als zufällige Bestandteile angesehen werden.

Der Körper ist also vorwiegend aus Metalloiden aufgebaut.

In freiem Zustande kommen nur Sauerstoff, Stickstoff und Wasserstoff in geringen Mengen vor; nur der Sauerstoff hat in dieser Form physiologische Bedeutung.

Der grösste Teil dieser und alle anderen Elemente sind zu anorganischen und organischen Verbindungen vereinigt, an denen sie sich im einzelnen folgendermassen beteiligen:

1. **Kohlenstoff** bildet in seinen Verbindungen die Grundlage aller organischen Stoffe unseres Körpers. Er verbindet sich mit Wasserstoff und Sauerstoff zu Fetten und Kohlehydraten, mit Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu den Eiweisskörpern. Er ist daher auch Bestandteil der Stoffwechselprodukte dieser Substanzen und hier grösstenteils in der Kohlensäure enthalten, die teils frei, teils als Karbonat und Bikarbonat an Alkalien und Kalk gebunden überall im Körper vorkommt.

2. **Wasserstoff** ist grösstenteils (zu drei Viertel) als Wasser an Sauerstoff gebunden, bildet mit Chlor die Salzsäure, mit Schwefel den Schwefelwasserstoff der Darmgase, mit Stickstoff das Ammoniak und dessen Salze, und gehört vor allem zu den Hauptbestandteilen der organischen Verbindungen.

3. **Stickstoff** kommt in anorganischer Bindung nur als Ammoniak mit Wasserstoff verbunden vor, beteiligt sich aber an vielen organischen Verbindungen, von denen die Eiweisskörper mit ihren Derivaten und Stoffwechselprodukten die wichtigsten sind.

4. **Sauerstoff** ist zu neun Zehntel im Wasser, in geringen Mengen in der Kohlen-, Schwefel- und Phosphorsäure und ihren Salzen vorhanden; ausserdem kommt er in allen organischen Verbindungen des Körpers (mit Ausnahme einiger Kohlenwasserstoffe im Darm) vor.

5. Vom **Schwefel** kommt ein kleiner Teil auf schwefelsaure Salze und ein noch kleinerer auf Schwefelwasserstoff und Schwefeleisen (im Darm); der weitaus grösste Teil ist im Eiweiss enthalten, wo er in zwei Formen vorkommt: als reduzierter (leicht durch Kochen mit Alkali abspaltbarer) und als oxydierter (fest in das Eiweissmolekül eingefügter) Schwefel. In beiden Formen scheint er auch in die Stoffwechselprodukte des Eiweiss überzugehen.

6. **Phosphor** scheint in seinen anorganischen und organischen Verbindungen nur in Form der Phosphorsäure vorzukommen; diese bildet mit Alkalien und Kalk Salze, von denen das Kalksalz ein Hauptbestandteil unseres Knochengerüstes ist. Phosphorhaltige organische Verbindungen sind: Lecithin, Jecorin, Protagon, Nucleïne.

7. **Eisen** findet sich als anorganisches, d. i. durch die gewöhnlichen Reaktionen nachweisbares Eisen in Leber und Milz (wahrscheinlich als Oxydverbindung) abgelagert und im Darminhalt (als Schwefeleisen). Von besonderer physiologischer Bedeutung sind die organischen Eisenverbindungen, deren wichtigste der Blutfarbstoff, das Hämoglobin, ist. In geringem Grade eisenhaltig sind auch manche Nucleoalbumine. Man bezeichnet

die organischen Verbindungen des Eisens, die die gewöhnlichen Eisenreaktionen nicht geben, als metallorganische.

Die bis jetzt besprochenen Elemente sind die wichtigsten, die organogenen Elemente, so genannt, weil sie die organischen Stoffe unseres Körpers zusammensetzen.

Die noch übrigen vier Metalle kommen zwar auch mit organischen Stoffen, besonders Eiweissstoffen, verbunden vor, jedoch nicht in metallorganischen Bindungen, so dass man behaupten darf: diese Elemente finden sich in unserem Organismus nur in Form salzartiger, d. i. anorganischer Bindung.

8. und 9. **Kalium** und **Natrium**, die in fast äquivalenten Mengen vorkommen, bilden hauptsächlich mit Kohlensäure, Salzsäure und Phosphorsäure saure und neutrale Salze, von denen die des Kalium vorwiegend in den Gewebszellen, die des Natrium mehr in den Gewebsflüssigkeiten vorkommen. Die Alkalimetalle verbinden sich auch salzartig mit den Eiweisskörpern.

10. und 11. **Calcium** und **Magnesium** sind als kohlensaure und phosphorsaure Salze der Hauptbestandteil der Knochen. Calcium findet sich allein oder mit Phosphorsäure zusammen auch an Eiweiss gebunden.

12. **Chlor** kommt als freie Salzsäure (im Magensaft) vor, oder an Alkali, besonders Natrium, gebunden und ist dann vorwiegend in den Gewebsflüssigkeiten enthalten. Mit den Verdauungsprodukten des Eiweiss bei der Magenverdauung bildet die Salzsäure sauer reagierende Chlorhydrate.

13. **Jod** ist in dem Jodothyrin enthalten, einer Substanz, die in der Schilddrüse des erwachsenen Menschen vorkommt.

14. **Fluor** kommt an Calcium gebunden im Zahnschmelz vor.

15. **Silicium** ist in den Haaren gefunden worden; in welcher Form es dort vorkommt, ist unbekannt.

Die im Körper vorkommenden chemischen Verbindungen lassen sich vom physiologischen Gesichtspunkte aus in folgende drei Gruppen teilen:

1. Anorganische Verbindungen (z. B. Wasser und Salze), das sind gesättigte Verbindungen, die durch die chemischen Prozesse im Körper nicht in noch gesättigtere übergeführt werden und daher dem Körper nicht als Kraftquelle für seine Leistungen dienen. Ihre Bedeutung für das Leben liegt vorwiegend in ihren physikalischen Eigenschaften; sie beteiligen sich zwar auch an chemischen Umsetzungen, doch wird dabei niemals nutzbare Energie gewonnen.

2. Organische Verbindungen, die als Kraftquelle für den Organismus dienen (Eiweissstoffe, Fette, Kohlehydrate): die in ihnen angehäufte chemische Spannkraft wird bei ihrer physiologischen Verbrennung frei.

3. Organische Verbindungen, die als Endprodukte des Stoffwechsels bei der physiologischen Verbrennung entstanden und zur Ausscheidung aus dem Körper bestimmt sind (stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels, z. B. Harnstoff und andere).

§ 1. Anorganische Verbindungen des Körpers.

1. Das **Wasser** ist der mächtigste Bestandteil unseres Körpers. Er beträgt etwa 65 % des Körpergewichts des Erwachsenen. Neugeborene haben sogar einen Wassergehalt von über 70 %. Der Wassergehalt der einzelnen Gewebe und Organe beträgt etwa:

Fettgewebe	15 %	Hirn, Rückenmark . .	78 %
Knochen	50 „	Blut, Herz, Lungen . .	79 „
Leber, Haut	70 „	Nieren	83 „
Milz, Muskeln	77 „	Glaskörper	98,7 „
Darm, Pankreas . . .	78 „	Cerebrospinalflüssigkeit	99 „

Die physiologische Bedeutung des Wassers ist folgende:

a) es dient als Lösungsmittel und vermittelt als solches physikalische und chemische Prozesse: die Diffusion, die mechanische Fortbewegung und die chemische Wechselwirkung der gelösten Stoffe;

b) es ist das Quellungsmittel, das den für die Gewebe eigentümlichen festweichen Aggregatzustand bedingt;

c) es dient der Wärmeregulation, indem es durch Verdunsten auf der Lungen- und Körperoberfläche dem Körper Wärme entzieht;

d) es beteiligt sich an chemischen Prozessen, z. B. bei der hydrolytischen Spaltung und anderen.

2. **Basen** kommen nicht frei, sondern mit **Säuren** zu Salzen vereinigt vor, da zu ihrer Bindung immer mehr als genügend Säuren vorhanden sind, so dass sogar saure Salze entstehen. Unter gewissen Umständen muss sogar das Vorkommen einer freien Oxysäure, nämlich der Kohlensäure, angenommen werden. **Salzsäure** findet sich in freiem Zustand im Magensaft; sie wird durch die Drüsenzellen der Magenschleimhaut aus dem Chlornatrium frei gemacht.

3. **Salze,** d. h. Verbindungen von Säuren mit Basen, bei denen der Wasserstoff der Säure durch das Metall der Base ersetzt ist, kommen zahlreich im Körper vor.

Sie bleiben beim Verbrennen der Gewebe als **Asche** zurück. Die Asche ist aber nicht mit dem ursprünglichen Salzbestand identisch, da beim Verbrennen von Körperteilen Substanzen in die Asche übergehen, die nicht in dieser Form im Organismus waren, sondern in organischer Bindung, z. B. Eisen, das Bestandteil des Hämoglobins war, sowie ein Teil der Schwefel- und Phosphorsäure, der von Eiweiss, Lecithin und den Nucleïnen stammt. Anderseits werden

ursprünglich vorhandene Salze, wie die sauren Karbonate und Phosphate, durch den Prozess des Veraschens in neutrale Salze umgewandelt. Vielfach können aber die Salze nur durch Veraschen der Gewebe der Untersuchung zugängig gemacht werden, weshalb die Asche mit ihren Bestandteilen bei der Besprechung der chemischen Zusammensetzung des Körpers Berücksichtigung finden muss.

Der Gesamtaschengehalt des Körpers beträgt nur etwa 5% des Körpergewichts. Von dieser Menge entfallen mehr wie 80% auf die Asche des Skeletts, 10% auf die Muskeln. Der Aschengehalt der einzelnen Gewebe unterliegt starken, durch Alter und Ernährungszustand bedingten Schwankungen; er beträgt annähernd:

Skelett	22,0 %	Pankreas, Hirn, Rückenmark	1,0 %
Muskeln	1,5 „	Blut	0,9 „
Leber	1,3 „	Nieren	0,8 „
Milz	1,2 „	Haut	0,7 „
Lungen, Darm, Herz	1,1 „		

Die Asche enthält ausser Eisenoxyd nur Neutralsalze, die aus den Basen Kali, Natron, Kalk, Magnesia und den Säuren Kohlensäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Salzsäure bestehen. Ueber 80% sind davon Phosphate (hauptsächlich Calciumphosphat), der nächstgrösste Anteil fällt auf Chloride (Natriumchlorid), dann kommen Karbonate und in geringsten Mengen die Sulfate.

Von der Asche sind in Wasser

löslich: die Salze des Kalium und Natrium,

unlöslich: die Karbonate und Phosphate des Kalk und der Magnesia, das Eisenoxyd und Eisenphosphat.

In den Körpersäften sind die Calcium- und Magnesiumkarbonate und -phosphate als saure und daher in Wasser lösliche Salze enthalten. Auch die Alkalikarbonate sind in dem Körper als saure Salze (Natriumbikarbonat) enthalten.

Wenn in Wasser zwei oder mehr Salze von verschiedenen Basen und Säuren gelöst sind, so tauschen sie ihre Komponenten gegenseitig derartig aus, dass sich jede Base mit jeder Säure verbindet. In der Körperflüssigkeit sind 4 Basen und 4 Säuren enthalten, die nach der Theorie 16 Salze liefern müssten. Da übrigens die zweibasische Schwefelsäure und Kohlensäure mit jeder Base zwei Salze (neutrales und saueres Salz) und die dreibasische Phosphorsäure sogar drei (primäres, sekundäres und tertiäres Salz) bilden, so müssen nach der Theorie noch viel mehr Salze entstehen. Die Menge, in der die einzelnen Salze entstehen, hängt aber ab von der Grösse der chemischen Verwandtschaft (Gesetz der grössten Wärmetönung) und von den absoluten Mengen der in Reaktion tretenden Komponenten (Gesetz der Massenwirkung); deshalb können von vielen der theoretisch geforderten Salze nur Spuren vorhanden sein, und die Zahl der in Betracht kommenden Salze wird sehr reduziert. Eine gewisse Unsicherheit in der Beurtei-

lung des Salzgehaltes unseres Körpers bleibt immerhin bestehen, so dass das Vorkommen manches Salzes nur wahrscheinlich, nicht sicher nachgewiesen ist.

Die wichtigsten Salze des Körpers sind:

1. **Natriumchlorid** (Kochsalz) ist hauptsächlich in den Gewebsflüssigkeiten (zu 0,6 %), weniger in den Zellen enthalten. Es dient zur Lösung gewisser Eiweisskörper (Globulin) und schafft den osmotischen Druck der Körpersäfte, der dem osmotischen Druck der Zellen das Gleichgewicht hält. Dadurch verhindert es den Eintritt von Wasser in die Zellen. In reinem Wasser sterben alle Gewebszellen unter Quellung rasch ab; bei der Untersuchung lebender Gewebe kommt deshalb die sogenannte physiologische (0,6%ige) Kochsalzlösung zur Verwendung. Aus Kochsalz wird ferner von der Magenschleimhaut die Salzsäure des Magensaftes gebildet.

2. **Kaliumchlorid** ist in den Zellen die wichtigste Chlorverbindung und dient hier zur Erhaltung des osmotischen Gleichgewichts. In den Körperflüssigkeiten kommt es nur in geringen Mengen und ohne besondere physiologische Bedeutung vor.

3. **Natriumkarbonat** (Soda) ist hauptsächlich in den Gewebssäften enthalten (zu 0,2—0,3%), es verleiht diesen Säften ihre alkalische Reaktion und basische Natur.

4. **Natriumbikarbonat** kommt auch in den Gewebssäften vor; es ist der Träger der bei den Verbrennungsprozessen im Körper entstandenen Kohlensäure (siehe Kapitel III).

5. **Kaliumphosphat** (wahrscheinlich sekundäres) ist ein wichtiger Bestandteil aller Zellen, in denen es vorwiegend vorkommt. Fraglich ist es, ob das Salz in der Zellflüssigkeit nur gelöst oder an die organisierten Bestandteile der Zellen gebunden ist.

6. **Neutrales Calciumkarbonat** gehört zu den Salzen der Knochen, bildet ferner die Gehörsteinchen, den Gehirnsand, vielleicht auch die Krystalle der Samenflüssigkeit.

7. **Saueres Calciumkarbonat** kommt in den Gewebsflüssigkeiten gelöst vor. Es gibt Kohlensäure leicht ab und hat daher gerade so, wie Natriumbikarbonat, Bedeutung als Kohlensäureüberträger für den Gaswechsel bei der Atmung.

8. **Neutrales Calciumphosphat** ist der mineralische Hauptbestandteil des Skeletts, von dem es etwa ein Fünftel des Gewichts ausmacht.

9. **Saueres Calciumphosphat** kommt in den Gewebsflüssigkeiten gelöst vor. Bei der Gerinnung des Blutes soll es die Bildung des Fibrinferments begünstigen.

10. **Magnesiumkarbonate und -phosphate** finden sich in den Knochen und auch sonst als Begleiter der Kalksalze, treten aber der Menge nach gegen die Kalksalze zurück. Nur in den Muskeln und in der Thymus übertrifft das Magnesiumphosphat das entsprechende Kalksalz an Menge.

11. In geringen Mengen und ohne erkennbare physiologische Bedeutung kommen schliesslich noch vor: Kaliumkarbonat, sekundäres Natriumphosphat, Natriumsulfat, Kaliumsulfat, Magnesiumsulfat, Fluorcalcium (in Knochen und Zahnschmelz).

§ 2. Organische kraftliefernde Verbindungen des Körpers.

Ein physiologisches Einteilungsprinzip für die hier aufzuzählenden Stoffe lässt sich noch nicht geben, weil die Rolle jedes einzelnen im Stoffwechsel des Körpers zu wenig bekannt ist. Wir teilen daher diese Stoffe nach rein chemischen Gesichtspunkten ein in:

1. Kohlehydrate, 2. Fette, 3. Eiweissstoffe.

I. Die Kohlehydrate

haben ihren Namen deshalb, weil in ihnen Kohlenstoff und ausserdem Wasserstoff und Sauerstoff im gleichen Verhältnis wie im Wasser vorkommen. Eine Beziehung zur chemischen Konstitution dieser Körper hat die Bezeichnung nicht.

Die Kohlehydrate sind Aldehyde oder Ketone sechswertiger Alkohole oder anhydrische Vereinigungen zweier oder mehrerer Moleküle solcher Aldehyde und Ketone. Sie enthalten sechs oder ein ganzes Vielfaches von sechs Atomen Kohlenstoff im Molekül.

Alle Kohlehydrate werden beim trockenen Erhitzen in das eigentümlich riechende Karamel verwandelt; alle färben sich mit Thymol und konz. Schwefelsäure rot.

Sie werden eingeteilt in:

1. Monosaccharosen . . . . . $C_6H_{12}O_6$,
2. Disaccharosen . . . . . . $C_{12}H_{22}O_{11}$,
3. Polysaccharosen . . . . . $C_6H_{10}O_5$.

Die Mono- und Disaccharosen heissen auch Zucker, sie schmecken mehr oder weniger süss, die Disaccharosen stärker als die Monosaccharosen. Die Zucker sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether, sie krystallisieren und diffundieren. Die Polysaccharosen sind in Wasser unlöslich oder geben nur kolloidale Lösungen, sie diffundieren nicht und krystallisieren nicht.

Die **Monosaccharosen** (Hexosen, Glykosen) haben die Strukturformel:

Aldehydzucker (Aldosen): $CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . CHOH . COH$
Ketonzucker (Ketosen): $CH_2OH . CHOH . CHOH . CHOH . CO . CH_2OH$.

Eigenschaften der Monosaccharosen:

1. Sie sind optisch aktiv, d. h. sie drehen in Lösungen die Ebene des polarisierten Lichtes, und zwar die meisten nach rechts; nur Fruchtzucker dreht nach links (daher Lävulose genannt).

Die optische Aktivität ist bedingt durch asymmetrische Kohlenstoffatome, d. s. Kohlenstoffatome, deren 4 Valenzen durch 4 verschiedene Radikale oder Atome gebunden sind.

2. Die Aldehydzucker werden, wie alle Aldehyde, leicht oxydiert, wobei zuerst einbasische, dann zweibasische Säuren entstehen. Die Ketosen werden auch oxydiert, wobei sie zugleich in kohlenstoffärmere Körper zerfallen.

Auf der Oxydierbarkeit der Zucker beruht ihr Nachweis durch die Reduktionsproben, von denen die wichtigsten sind:

a) Trommersche Probe: Zuckerlösung mit Kalilauge und Kupfersulfat versetzt und gekocht gibt einen ziegelroten Niederschlag, indem das Kupferoxyd zu unlöslichem rotem Kupferoxydul reduziert wird.
b) Böttchersche Probe: Basisch salpetersaures Wismutoxyd wird mit Zucker in alkalischer Lösung erwärmt zu metallischem Wismut reduziert (schwarzer Niederschlag).
c) Muldersche Probe: Schwach alkalische Indigolösung mit Zucker erwärmt, wird durch Reduktion des Indigo entfärbt.

3. Mit Alkali gekocht werden die Zucker unter Braunfärbung oxydiert: Mooresche Probe.

4. Die Monosaccharosen verbinden sich, wie Aldehyde und Ketone, in essigsaurer Lösung mit Phenylhydrazin unter Wasseraustritt zu Hydrazonen, die unter Aufnahme eines weiteren Moleküls Phenylhydrazin, nochmaliger Wasserausscheidung und Freiwerden von Wasserstoff in Phenylosazone übergehen. Diese sind durch Krystallform und Schmelzpunkt wohl charakterisierte Verbindungen, die zum Nachweis der Zucker dienen können.

5. Verbindungen der Monosaccharosen:

a) mit Basen heissen Saccharate. Die Bleisaccharate sind in Ammoniak unlöslich und dienen daher zur Fällung der Zucker.
b) mit Alkoholen, Phenolen, Aldehyden, organischen Säuren heissen Glykoside; sie zerfallen leicht durch Kochen mit Säuren

oder durch Einwirkung mancher Fermente unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten.

6. Durch Hefepilze werden fast alle Monosaccharosen in Alkohol und Kohlensäure zerlegt (Alkohol-Gärung), durch Spaltpilze (Bacterium lactis) die meisten in Milchsäure (Milchsäuregärung).

Zu den Monosaccharosen gehören: Traubenzucker, Fruchtzucker, Galaktose, Mannose. Traubenzucker kommt im Tierkörper vor, die übrigen haben als Nahrungsstoffe Bedeutung.

Der **Traubenzucker** (Glykose im engeren Sinne oder Dextrose) ist der Aldehyd des Sorbits, eines sechswertigen Alkohols, der in den Vogelbeeren enthalten ist.

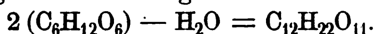
Traubenzucker ist optisch rechtsdrehend (daher Dextrose genannt), reduziert, bildet mit Phenylhydrazin das in Büscheln krystallisierende, bei 204°C. schmelzende Phenylglykosazon. Er unterliegt der Alkoholgärung. Bei seiner Oxydation entsteht erst Glykonsäure (1bas.), dann Zuckersäure (2bas.).

Traubenzucker findet sich in süssen Früchten, im Honig; in spärlichen Mengen kommt er im Blut und der Lymphe vor. Er ist die Form, in der die meisten Kohlehydrate im Körper durch den Blutkreislauf von einem Ort zum anderen transportiert werden (aus dem Darm in die Leber, von da zu den Geweben, wo die physiologische Verbrennung stattfindet). Pathologisch kommt er, oft sehr reichlich, im Harn vor (Diabetes mellitus).

Glykosamin ($C_6H_{11}O_5NH_2$) ist ein stickstoffhaltiges Derivat des Traubenzuckers, das durch Behandeln mit salpetriger Säure in Traubenzucker übergeht. Es entsteht durch Zersetzung des Chondroitins (eines Bestandteils des Knorpels) oder des Chitins (Bestandteil der Arthropodenschalen). Diese Umwandlung deutet darauf hin, dass und wie Kohlehydrate aus Eiweiss entstehen können.

Inosit ($C_6H_{12}O_6$), eine süssschmeckende Substanz, gehört nicht zu den Zuckern, denn er hat eine ringförmig geschlossene Kohlenstoffkette: sechs zu einem Ring gruppierte Gruppen — CHOH —, und ist daher Hexahydrohexaoxybenzol. Inosit ist löslich in Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether, optisch inaktiv, reduziert nicht, gärt nicht mit Hefe, unterliegt aber der Milchsäuregärung. Er krystallisiert in Prismen, zu Rosetten angeordnet. Erst mit Salpetersäure, dann mit Ammoniak und Chlorcalcium zur Trockne verdampft, hinterlässt er einen rosenroten Fleck. Inosit findet sich in Muskeln, seine physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Disaccharosen sind anhydrische Verbindungen zweier Moleküle Monosaccharose gleicher oder ungleicher Art:



$$2\,(C_6H_{12}O_6) - H_2O = C_{12}H_{22}O_{11}.$$

Hierher gehören:

Rohrzucker = Traubenzucker + Fruchtzucker

Milchzucker (Laktose) = Traubenzucker + Galaktose

Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Durch Kochen mit Säuren, durch invertierende Fermente werden diese Zucker unter Wasseraufnahme in ihre Komponenten zerlegt. Sie sind optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reduzieren sie auch und bilden Phenylosazone. Laktosazon schmilzt bei 200°, Maltosazon bei 208°. Die Doppelzucker unterliegen nicht direkt der Hefegärung.

Rohr- und Malzzucker haben Bedeutung als Nahrungsmittel, **Milchzucker** auch, doch hat letzterer noch besonderes physiologisches Interesse, weil er ein spezifisches Produkt des Tierkörpers ist; er entsteht durch die Thätigkeit der Milchdrüsenzellen. Er kommt nur in Milch vor, schmeckt wenig süss, löst sich etwas schwerer in Wasser als die anderen Zucker. Milchzucker ist optisch rechtsdrehend (spez. Drehungsvermögen 52,5°). Er reduziert; er gärt aber nicht mit Hefe, selbst nicht nach vorheriger Einwirkung von Invertferment, das sonst die Doppelzucker spaltet und der Hefegärung zugängig macht. Dagegen wird er durch Bacterium lactis gespalten (Milchsäuregärung), ferner durch den Kefirpilz, welch letzterer auch eine Alkoholgärung bewirkt. Bei der Oxydation des Milchzuckers entsteht u. a. Schleimsäure, ein Oxydationsprodukt der Galaktose.

Polysaccharosen sind anhydrische Vereinigungen vieler Moleküle der einfachen Zucker. Ihre allgemeine Formel ist $[C_6H_{10}O_5]x$, wobei x den noch unbekannten Faktor bedeutet, mit dem man die Formel zu multiplizieren hat, um die wirkliche Molekulargrösse zu erhalten. Hierher gehören: Vegetabilische Stärke (Amylum), tierische Stärke (Glykogen), Dextrine, Gummi, Cellulose.

Die Polysaccharosen sind teils unlöslich in Wasser (Cellulose), teils quellen sie darin zu klebrigen Flüssigkeiten (Stärke, Gummi), teils sind sie löslich, diffundieren aber nicht und werden durch Alkohol gefällt (Glykogen, Dextrine). Sie sind optisch rechtsdrehend, reduzieren nicht (mit Ausnahme einiger Dextrine), geben keine Hefegärung. Kochen mit starken Mineralsäuren, manche Fermente (Diastase, Ptyalin) zerlegen sie in Monosaccharose, hauptsächlich Traubenzucker. Bei der Oxydation gibt Gummi Schleimsäure; Stärke, Glykogen, Dextrine geben Zuckersäure. Mit Jod geben die meisten Polysaccharosen Farbenreaktionen: Stärke blau, Glykogen

braunrot, Dextrin blau oder rot, Cellulose nach Behandeln mit konz. Schwefelsäure blau.

Von den Polysaccharosen kommt nur das Glykogen im Tierkörper vor.

Cellulose ist Grundsubstanz der Holzfasern. Stärke und Dextrine haben Bedeutung als Nahrungsmittel. Gummi hat nur technischen Wert. Ein der Cellulose nahestehendes Kohlehydrat findet sich in den Hüllen der Tunicaten. Ein gummiartiges Kohlehydrat erhält man durch Spaltung gewisser Mucine (tierisches Gummi).

Glykogen findet sich vorwiegend in der Leber und den Muskeln. Es entsteht da in erster Linie durch die anhydrische Vereinigung vieler Moleküle der einfachen Zucker, hauptsächlich der Dextrose, aber auch der Lävulose und der Galaktose. Auch aus Eiweiss kann Glykogen gebildet werden.

Glykogen ist rechtsdrehend, zerfällt beim Kochen mit Säuren nur in Dextrose; die Lävulose und Galaktose müssen daher bei der Glykogenbildung in Dextrose umgewandelt werden.

Glykogen löst sich in Wasser mit starker Opalescenz, wird aber schon durch Zusatz von $^1/_2$ Vol. Alkohol zu 1 Vol. Lösung ausgefällt. Es reduziert nicht, gärt nicht, gibt mit wenig Jodjodkaliumlösung eine braunrote Färbung, die beim Erhitzen verschwindet. Fermente (Diastase, Ptyalin) spalten es unter Wasseraufnahme und Bildung von Dextrinen als Zwischenprodukten in Maltose und Dextrose.

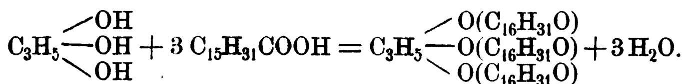
Zweck der Glykogenbildung im Tierkörper ist die Aufspeicherung von Kohlehydraten in einer für die gegebenen Verhältnisse unlöslichen Form (gerade so wie Zucker in der Pflanze als Stärke aufgespeichert wird).

2. Die Fette

sind Fettsäureester des Glycerins. Die wichtigsten Fettsäuren, die sich an dieser Esterbildung beteiligen, sind:

die Palmitinsäure . . . . $C_{15}H_{31}COOH$;
die Stearinsäure . . . . $C_{17}H_{35}COOH$;
die Oleïnsäure . . . . . . $C_{17}H_{33}COOH$.

Das **Glycerin** ist ein dreiwertiger Alkohol und kann drei Moleküle Fettsäure binden:



$$C_3H_5\begin{cases}OH\\OH\\OH\end{cases} + 3\,C_{15}H_{31}COOH = C_3H_5\begin{cases}O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\\O(C_{16}H_{31}O)\end{cases} + 3\,H_2O.$$

Die Glycerinester der Palmitin-, Stearin- und Oleïnsäure heissen

Palmitin, Stearin und Oleïn, und die Mischung dieser drei ist das Fett in gewöhnlichem Sinne.

Stearin schmilzt bei 71,5°, Palmitin bei 62°, Oleïn bei 0°. Je nach dem Mischungsverhältnis von Stearin und Palmitin einerseits, Oleïn anderseits sind die natürlichen Fette bei gewöhnlicher Temperatur fest, wie der Talg und die Butter, oder sie sind flüssig und heissen dann Oele.

In geringen Mengen kommen in tierischen Fetten auch noch die Glyceride der Buttersäure ($C_4H_8O_2$), Capronsäure ($C_6H_{12}O_2$), Caprylsäure ($C_8H_{16}O_2$), Caprinsäure ($C_{10}H_{20}O_2$) und Myristinsäure ($C_{14}H_{28}O_2$) vor.

Die Fette sind unlöslich in Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heissem Alkohol und in Aether. Stearin und Palmitin erstarren nach dem Schmelzen in Nadeln krystallisierend. Beim Erhitzen, besonders mit Phosphorsäureanhydrid geben die Fette zum Unterschied von freien Fettsäuren das widerlich riechende Acroleïn, ein Zersetzungsprodukt des Glycerins. Mit Osmiumsäure färben sich die Fette schwarz. Beim Kochen mit Laugen, besonders leicht in alkoholischer Lösung, ferner unter dem Einfluss mancher Fermente (Steapsin des Pankreassaftes) zerfallen die Fette unter Wasseraufnahme in Glycerin und freie Fettsäuren; letztere verbinden sich mit dem vorhandenen Alkali zu fettsauren Salzen, den Seifen (Natronseife: feste Seife; Kaliseife: Schmierseife).

Enthalten die Fette freie Fettsäure, d. h. sind sie ranzig, so werden sie, wenn flüssig oder geschmolzen mit Wasser und wenig Soda gemischt, emulgiert, d. h. staubfein verteilt, so dass eine milchige Flüssigkeit entsteht. Da die Emulgierung an die Anwesenheit von Seifen geknüpft ist, die durch Bindung der freien Fettsäuren an Alkali entstehen, so emulgiert ganz neutrales Fett nicht. Die Emulgierbarkeit der Fette ist von Bedeutung für die Resorption der Nahrungsfette.

Fette kommen fast überall im Körper vor, meist in Zellen abgelagert. Der Fettgehalt der Gewebe unterliegt grossen Schwankungen, denn er ist abhängig vom Ernährungszustand. Im mageren Fleisch findet man z. B. wenig über 1 % Fett, während der Fettgehalt des Fleisches gemästeter Tiere über 30 % betragen kann. Besonders mächtige Fettlager sind: das Unterhautzellgewebe, das Mesenterium und das Knochenmark (Fettgewebe), die bis zu 80 % Fett enthalten können.

Die physiologische Bedeutung der Fette ist folgende:

a) Sie dienen bei ihrer physiologischen Verbrennung als Wärme- und Kraftquelle.

b) Als schlechte Wärmeleiter schützen sie im Panniculus adiposus den Körper vor starker Abkühlung.

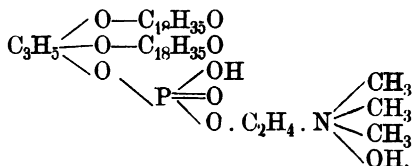
c) Sie dienen als Schutzhüllen und Widerlager für empfindliche Organe (Augen, Nieren).

Zu den Fetten in naher Beziehung stehen die Cholestearine und Lecithine.

Cholestearine, auch Cholesterine, sind isomere einwertige Alkohole von unbekannter Konstitution, denen die empirische Formel $C_{26}H_{47}(OH)$ zukommt. Sie krystallisieren in rhombischen Tafeln, sind unlöslich in Wasser, leicht löslich in heissem Alkohol und Aether. Mit konz. Schwefelsäure und wenig Jodlösung angefeuchtet färben sich die Cholestearinkrystalle blau, grün und rot. Eine Lösung derselben in Chloroform färbt sich mit konz. Schwefelsäure blutrot. Cholesterine kommen überall im Organismus vor, hauptsächlich in der Gehirn- und Nervensubstanz, ferner in der Galle. Mit Fettsäuren bilden sie durch Laugen schwer verseifbare Ester, die in geringen Mengen überall im Körper verbreitet sind. Die physiologische Bedeutung der freien Cholesterine ist unbekannt; ihre Ester (Lanolin) dienen zu Haut- und Haarfetten, wozu sie sich besonders eignen, weil sie nicht ranzig werden.

Lecithine sind esterartige Verbindungen der Glycerinphosphorsäure mit zwei Fettsäureradikalen einerseits, und einer Ammoniumbase, dem Cholin, anderseits. Cholin ist Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd. Aus dem Cholin entsteht durch Reduktion das Neurin, durch Oxydation das Muscarin. Neurin und Muscarin sind giftig, Cholin nicht.

Das meist vorkommende Lecithin, das Stearinsäurelecithin, ist distearylglycerinphosphorsaures Trimethyloxäthylammoniumhydroxyd:



Lecithin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin zu den sogenannten Myelinfiguren auf; es ist löslich in Alkohol und Aether; es hat wachsartige Konsistenz und zeigt nur bei sehr niedriger Temperatur undeutliche Krystallisation. Mit Säuren und Alkalien gekocht wird es zerlegt in Fettsäure, Phosphorsäure und Cholin.

Lecithin ist, vielleicht teilweise an Eiweiss gebunden, Bestandteil aller tierischen Zellen. In grösseren Mengen kommt es im Gehirn, Rückenmark und Vogeleidotter vor.

Protagon, ein phosphor- und stickstoffhaltiger Körper unbekannter Konstitution, Bestandteil der Nerven, liefert ähnliche Zersetzungsprodukte, wie Lecithin. Es lässt sich mit 85%igem, 45° warmem Alkohol aus Gehirnmasse extrahieren und fällt bei Abkühlen auf 0° krystallinisch aus. Es quillt in Wasser zu opalescierender Lösung auf, ist löslich nur in warmem Alkohol oder in Aether. Bei 50° C. zerfällt es unter Abspaltung der phosphorfreien, glykosidartigen Cerebrine: Cerebrin, Homocerebrin, Encephalin. Die Cerebrine geben beim Kochen mit verd. Schwefelsäure Galaktose und ein Fett: Cetylid genannt.

Dem Protagon verwandt scheint das in der Leber und anderen Organen gefundene, glykosidartige und phosphorhaltige Jecorin zu sein.

Die physiologische Bedeutung dieser Substanzen ist unbekannt.

Zu den fettartigen Körpern gehören auch noch einige als Pigmente im Körper abgelagerte Farbstoffe, die Chromophane oder Lipochrome genannt werden.

3. Die Eiweissstoffe.

Der Begriff Eiweissstoffe wird hier im weitesten Sinne gefasst, es sind auch die eiweissähnlichen Körper (Albuminoide) eingerechnet, die von manchen Autoren nicht für eigentliche Eiweissstoffe gehalten werden.

a) Zusammensetzung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe enthalten alle: Kohlenstoff 50—55%, Wasserstoff 6,5—7,3%, Stickstoff 15—17%, Sauerstoff 19—24%, Schwefel 0,3—2,4%.

Ausserdem kommen noch Phosphor, Eisen, Calcium, Magnesium, Kalium und Natrium vor, ohne aber notwendige Bestandteile der Eiweissstoffe zu sein, denn sie sind für sich allein oder mit anderen Elementen an das schon vollständige Eiweissmolekül gebunden.

Fast allen Eiweisskörpern kommt ein geringer Gehalt an Mineralbestandteilen zu, die beim Verbrennen als Asche zurückbleiben. Diese sind keine Verunreinigungen, sondern an die Eiweisskörper chemisch gebunden.

Ueber die chemische Konstitution, Molekulargewicht, empirische Formel des Eiweiss ist noch wenig Genaues bekannt. So viel steht aber fest, dass das Eiweissmolekül sehr gross ist.

Die zuverlässigsten Angaben hierüber betreffen das krystallisierte Pferdeserumalbumin, das ein Molekulargewicht von 17070 und die empirische Formel $C_{755}H_{1215}N_{195}S_{10}O_{235}$ haben dürfte. Diese Zahl ist berechnet aus dem Schwefelgehalt. Der Schwefel findet sich in den meisten Eiweisskörpern in zwei Formen:

1. leicht abspaltbar durch heisse Kalilauge, mit Bleiacetat Schwefelblei bildend: reduzierter Schwefel;
2. fest in das Eiweissmolekül eingefügt, nur nach Zerstörung desselben als Schwefelsäure nachweisbar: oxydierter Schwefel.

Solche Eiweisse müssen also mindestens zwei Atome Schwefel haben.

Im Serumalbumin ist das Mengenverhältnis des fest zum locker gebundenen Schwefel 2 : 3, das Molekül enthält also mindestens 5 Schwefelatome. Diese Zahl ist zu verdoppeln, weil das Serumalbumin in wenigstens 7 schwefelhaltige Verdauungsprodukte zerfällt, von denen 3 den Schwefel auch in beiden Formen enthalten. Bei 10 Atomen Schwefel im Molekül führt die Berechnung aus der elementaren Zusammensetzung [C: 53,08 %; H: 7,12 %; N: 15,93 %; S: 1,875 %; O: 21,995 %] zu obiger Formel.

Für das Eieralbumin wurde durch die Gefrierpunktsmethode das Molekulargewicht zu 15000 bestimmt.

b) Zersetzungsprodukte des Eiweiss.

Eiweiss wird durch Kochen mit Laugen oder Säuren, sowie durch Fäulnis zersetzt. Dabei entstehen folgende Spaltungsprodukte:

1. bei sehr weitgehender Spaltung: Ammoniak, Kohlensäure, Essigsäure, Oxalsäure, Phenol, Indol, Skatol;
2. bei weniger weitgehender Spaltung: **Amidosäuren und Hexonbasen.**

Von den **Amidosäuren** sind die wichtigsten:

Glykokoll, Amidoessigsäure, $NH_2 . CH_2 . COOH$, kommt besonders vor unter den Spaltungsprodukten des Leims.

Leucin, Amidocapronsäure, $C_4H_9 . CH(NH_2) . COOH$, krystallisiert in radiär gestreiften Kugeln (Leucinkugeln).

Tyrosin, $OH . C_6H_4 . CH_2 . CH[NH_2] . COOH$, Oxyphenylamidopropionsäure, färbt sich mit Millons Reagenz rot, krystallisiert in rosettenförmigen Krystallaggregaten.

Asparaginsäure, Amidobernsteinsäure, $COOH . CH_2 . CH[NH_2] . COOH$, ist als Amid (Asparagin) in Pflanzen viel verbreitet.

Die **Hexonbasen,** Lysin, Arginin und Histidin, sind stickstoffhaltige Substanzen von stark basischem Charakter, die alle im Molekül 6 Atome Kohlenstoff enthalten. Aus Hexonbasen sind einige schwefelfreie Substanzen zusammengesetzt, die schon die wesentlichsten Eiweissreaktionen aufweisen, und daher als einfachste Eiweissstoffe, Protamine genannt, aufgefasst werden. Aus dem Arginin soll durch Kochen mit Barytwasser Harnstoff abgespalten werden zum Beweise, dass auch Harnstoff durch einfache Spaltung aus Eiweiss entstehen kann.

Bei der Fäulnis entstehen übrigens auch Produkte, die nicht als einfache Spaltungsprodukte des Eiweiss, sondern als Stoffwechselprodukte der die Fäulnis bedingenden Bakterien aufgefasst werden müssen, Ptomaïne heissen, und teilweise sehr giftig sind.

Kalipermanganat oxydiert die Eiweissstoffe zu Oxyprotsulfosäure, die noch den Eiweisscharakter hat, aber mehr Sauerstoff und den Schwefel ganz in oxydierter Form enthält.

Die Eiweissstoffe sind durch ihre Zersetzungsprodukte und durch ihr Verhalten Säuren und Basen gegenüber, mit denen sie sich salzartig verbinden, charakterisiert als Kondensationsprodukte verschiedener, zum Teil aromatischer Amidosäuren. Sonst ist über ihre chemische Konstitution nichts bekannt.

c) Physikalische Eigenschaften der Eiweisskörper.

Die Eiweisskörper sind meist löslich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, unlöslich in Alkohol und Aether.

Sie sind optisch aktiv und zwar linksdrehend.

Sie diffundieren (mit Ausnahme der Peptone) schwer oder gar nicht durch tierische und pflanzliche Membranen.

Sie sind krystallisierbar, wenn auch schwierig. Krystalle sind bisher erhalten worden von Hämoglobin, Vitellin, Eier- und Serumalbumin, vielen Pflanzeneiweissstoffen.

Die Thatsache, dass die krystallisierbaren Eiweissstoffe nicht diffundieren, widerspricht der alten (übrigens schon durch andere Thatsachen unhaltbar gewordenen) Unterscheidung von Krystalloid- und Colloidsubstanzen. Das Eiweiss diffundiert lediglich deshalb nicht, weil seine Moleküle für die Poren der Membranen zu gross sind.

d) Reaktionen der Eiweissstoffe.

A. Fällungsreaktionen der Eiweissstoffe.

1. Durch Erhitzen gehen viele Eiweisskörper in unlösliche Modifikationen über, sie koagulieren.

Die Koagulationstemperaturen liegen zwischen 50 und 80°. Die Höhe derselben ist nicht nur abhängig von der Natur der Eiweisskörper, sondern auch von der Konzentration, dem Salzgehalt und der Reaktion der Lösung. Bei stark saurer oder alkalischer Reaktion tritt die Koagulation überhaupt nicht ein.

Die Koagulation bewirkt keine wesentliche Veränderung der Natur der Eiweisskörper; wahrscheinlich handelt es sich dabei nur um anhydrische Kondensation oder Polymerisation. Koaguliertes Eiweiss hat aber weniger Asche als nicht koaguliertes. Durch die Koagulation wird also ein Teil der an das Eiweiss gebundenen Mineralbestandteile abgespalten.

2. Durch Alkohol werden viele Eiweissstoffe gefällt. Bei längerer Einwirkung des Alkohols geht das gefällte Eiweiss in den koagulierten Zustand über.

3. Fällung durch Aussalzen. Fast alle Eiweissstoffe werden beim Sättigen ihrer Lösungen durch Neutralsalze (Kochsalz, Sulfate des Magnesiums, Natriums und besonders des Ammoniums) gefällt. Saure Reaktion begünstigt diese Fällung.

Das Aussalzen beruht in erster Linie darauf, dass die Salze dem Eiweiss das Lösungsmittel entziehen, doch ist die Mitbeteiligung chemischer Prozesse nicht ausgeschlossen. Z. B. bei Anwendung von Ammoniumsulfat wird Ammoniak frei, während sich die Schwefelsäure mit den gefällten Eiweisskörpern verbindet, was zuletzt zu einer Spaltung derselben führt.

Mittelst Aussalzen kann man Eiweiss zur Krystallisation bringen. Eiweiss lässt sich nicht wie andere Substanzen durch einfaches Abdunsten des Lösungsmittels krystallisieren, weil in dem Masse, als dieses verdunstet, das Eiweiss sich ausscheidet und an der Flüssigkeitsoberfläche eine feste Haut bildet. Die Lösung erlangt deshalb nicht die zur Krystallisation nötige Uebersättigung. Beim Aussalzen lässt sich dies erreichen, wenn man allmählich, sei es durch Abdunsten, sei es durch vorsichtigen Zusatz, den Salzgehalt steigert. Schwefelsaures Ammonium oder Natrium sind die hierzu geeigneten Salze.

4. Eiweiss wird durch konzentrierte Mineralsäuren, besonders Salpetersäure (Hellersche Probe), gefällt. Metaphosphorsäure fällt leicht, Orthophosphorsäure schwer.

5. Eiweiss wird gefällt durch Schwermetallsalze: Kupfersulfat, Eisenchlorid, neutrales und basisches Bleiacetat, Platinchlorid, Sublimat in salzsaurer Lösung, wobei die Schwermetalle mit Eiweiss als schwacher Säure in Wasser unlösliche Verbindungen bilden.

6. Eiweiss wird gefällt durch einige schwache organische Säuren oder deren Salze in essigsaurer Lösung: Ferrocyanwasserstoffsäure, Ferrocyankalium und Essigsäure, Gerbsäure, Pikrinsäure, Trichloressigsäure. Es werden dabei auch wasserunlösliche Verbindungen gebildet, nur scheint dem Eiweiss hier die Rolle einer Base zuzukommen.

7. Phosphorwolframsäure, Phosphormolybdänsäure, Jodquecksilber-Jodkalium bei Gegenwart von freier Salzsäure fällen Eiweiss.

B. Farbenreaktionen der Eiweissstoffe.

1. Xanthoproteïnreaktion. Mit starker Salpetersäure gekocht, färbt sich Eiweiss hellgelb, nach Uebersättigen mit Ammoniak dunkelgelb.

2. Millonsche Reaktion. Salpetrigsäurehaltige Merkurinitratlösung färbt Eiweiss beim Kochen rot nach vorheriger Fällung. Die Färbung beruht auf den Oxyphenylgruppen im Eiweiss (wie beim Tyrosin).

3. Biuretreaktion. Mit Natronlauge und verdünnter Kupfersulfatlösung färbt sich Eiweisslösung violett oder rosarot. Biuret, ein Harnstoffderivat, gibt dieselbe Reaktion.

4. Adamkiewiczsche Reaktion. In Eisessig gelöst, gibt Eiweiss nach Zusatz von viel konz. Schwefelsäure rot-violette Färbung.

e) Physiologische Bedeutung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe sind die wichtigsten Bestandteile unseres Körpers, da aus ihnen alle Gewebe und Organe aufgebaut sind. Deshalb werden sie auch Proteïnstoffe (von πρωτεύω) genannt. Sie bilden die chemische und physikalische Grundlage der lebendigen Substanz und kommen im Körper teils gelöst, z. B. in Gewebsflüssigkeiten und Zellsäften, teils fest (mehr weniger gequollen), zu Zellen und Geweben organisiert, vor.

Die Eiweissstoffe (Albuminoïde inbegriffen) betragen ungefähr ein Sechstel des Körpergewichts. Etwa die Hälfte der Eiweissstoffe

des Körpers entfällt auf die Muskulatur, die rund 20 % Eiweiss enthält. Denselben Eiweissgehalt haben Leber, Milz, Blut. Verhältnismässig wenig Eiweiss, nur etwa 8 %, haben Nerven, Gehirn und Rückenmark. Die Knochen enthalten 14 % (meist Collagen), die Haut 24 % (auch meist Collagen); das Fettgewebe enthält nur wenig (kaum 3 %) Eiweiss.

f) Einteilung der Eiweissstoffe.

Die Eiweissstoffe werden eingeteilt in:

1. Proteïne, 2. Proteïde, 3. Proteosen, 4. Albuminoïde.

I. **Proteïne**

sind die Eiweissstoffe in engerem Sinne (genuine Eiweissstoffe), wie sie z. B. das Weisse des Hühnereis enthält, von dem der Name Eiweiss herrührt. Sie lösen sich in Wasser oder verdünnten Salzlösungen, sind optisch linksdrehend und geben alle Fällungs- und Farbenreaktionen.

Hierher gehören: die **Albumine** und die **Globuline**.

Die Albumine enthalten mehr Schwefel und geben eine schwächere Xanthoproteïnreaktion als die Globuline. Die Albumine sind löslich in Wasser, die meisten Globuline nur in verdünnten Salzlösungen. Die Globuline werden durch halbe Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat oder ganze Sättigung mit Magnesiumsulfat gefällt, die Albumine nicht. Die Globuline werden ferner im Gegensatz zu den Albuminen durch sehr verdünnte Säuren, selbst durch Einleiten von Kohlensäure in ihre Lösung gefällt.

Zu den Albuminen gehören: Serumalbumin, Eieralbumin, Laktalbumin, Muskelalbumin. Diese Albumine unterscheiden sich nur durch Fällbarkeit, Koagulationstemperatur und spezifisches Drehungsvermögen voneinander.

Zu den Globulinen gehören: Serumglobulin, Eierglobulin, Fibrinogen, Myosinogen. Aus Fibrinogen, einem Bestandteil des Blutplasmas, entsteht durch Einwirkung des Fibrinferments das unlösliche Fibrin. Myosinogen, ein Bestandteil der Muskeln, gerinnt bei der Totenstarre zu Myosin. Globulinähnliche Eiweissstoffe sind auch die Vitelline im Eidotter.

Mit Säuren und Alkalien verbinden sich die Proteïne zu **Syntonin** (Acidalbumin) und **Alkalialbuminat.** Diese koagulieren nicht beim Kochen; sie werden durch Neutralisation ihrer Lösungen gefällt.

Syntonin, Alkalialbuminat und koaguliertes Eiweiss werden auch im Gegensatz zum genuinen oder nativen Eiweiss als denaturiertes Eiweiss bezeichnet.

Die Proteïne unseres Körpers sind vorwiegend im Blut, in der Lymphe und den serösen Flüssigkeiten gelöst enthalten und bilden da das Material, aus dem die Gewebe das verbrauchte Eiweiss ergänzen. Zu dem Zwecke zirkulieren diese Eiweisskörper mit dem Blut und der Lymphe fortwährend durch den Körper und werden daher zirkulierendes Eiweiss genannt, im Gegensatz zum festgelegten Organeiweiss, oder auch totes im Gegensatz zum lebendigen Eiweiss der Gewebe.

Der Begriff „lebendes Eiweiss" verdankt seine Entstehung der Vorstellung, dass dem Eiweiss der lebendigen Substanz wegen seiner eigenartigen Reaktionsfähigkeit andere chemische Eigenschaften, sogar eine andere chemische Konstitution zukommen müsse, als dem nicht organisierten Eiweiss. Dass ein solcher Unterschied besteht, ist nicht zu bezweifeln, worin er aber besteht, ist unbekannt.

In neuester Zeit sind auch bei den Gewebsflüssigkeiten, namentlich dem Blutserum, Erscheinungen beobachtet und auf Eigenschaften der Eiweisskörper zurückgeführt worden, die sich auch nicht aus den uns bekannten chemischen und physikalischen Eigenschaften der toten Proteïne erklären lassen und daher als eine Art einfachster Lebensäusserungen aufgefasst werden. Es ist das die immunisierende und baktericide Wirkung der Serumeiweissstoffe auf pathogene Mikroorganismen.

II. **Proteïde**

sind Verbindungen von Proteïnen mit meist kompliziert zusammengesetzten Stoffen. Sie geben die allgemeinen Eiweissreaktionen. Durch Alkohol werden sie gefällt und bei längerer Einwirkung koaguliert. Sie fallen meist schon beim schwachen Ansäuern ihrer Lösungen aus, sind aber leicht löslich in verdünnten Alkalien.

Obgleich die Gruppe der Proteïde unter sich sehr verschiedene Körper umfasst, so haben sie doch alle das Gemeinsame, dass sie alle organisiert in den Gewebszellen vorkommen, oder doch mindestens aus zerfallendem Protoplasma hervorgehen.

Zu den Proteïden gehören:

1. Verbindungen der Proteïne mit Farbstoffen.

Hämoglobin, der wesentlichste Bestandteil der roten Blutkörperchen, besteht aus einem Eiweisskörper, Globin genannt, und einem eisenhaltigen organischen Farbstoff, dem Hämatin.

Vom Menschenhämoglobin gibt es noch keine zuverlässige Analyse; Hundehämoglobin hat die elementare Zusammensetzung C 54,57 %, H 7,22 %, N 16,38 %, O 20,93 %, S 0,568 %, Fe 0,336 %. Bei Annahme von einem Atom Eisen im Molekül ergibt sich daraus die empirische Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}O_{181}S_3Fe$.

Hämoglobin ist in Wasser löslich und krystallisiert unmittelbar aus seinen wässerigen Lösungen in roten doppeltbrechenden Prismen

und Nadeln. Hämoglobinlösungen absorbieren in charakteristischer Weise Licht aus dem gelbgrünen Teile des Sonnenspektrums, was besonders zum Nachweis des Blutfarbstoffes dient.

Beim Erhitzen wird Hämoglobin unter Zersetzung koaguliert. Es gibt die meisten Eiweissreaktionen, beim Kochen mit Laugen und Bleiacetat aber kein Schwefelblei.

Mit Sauerstoff, Kohlenoxyd und Stickoxyd bildet das Hämoglobin mehr oder weniger leicht dissociierbare Verbindungen, von denen die mit Sauerstoff, Oxyhämoglobin genannt, die physiologisch wichtigste ist.

Oxyhämoglobin enthält auf 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff oder auf 1 Atom Eisen 2 Atome Sauerstoff. Der Sauerstoff ist nur locker gebunden, schon bei Körpertemperatur zerfällt Oxyhämoglobin wieder in Hämoglobin (auch reduziertes Hämoglobin genannt) und freien Sauerstoff. Auch durch faulende Substanzen, durch Schwefelammonium wird Oxyhämoglobin reduziert.

Oxyhämoglobin hat zwei Absorptionsstreifen im Gelbgrün des Spektrums, zwischen den Fraunhoferschen Linien D und E, reduziertes Hämoglobin nur einen breiten Streifen auch im Gelbgrün.

Methämoglobin ist eine festere Verbindung von Hämoglobin mit Sauerstoff. Es entsteht durch Zusatz von Ferricyankalium zu Oxyhämoglobinlösung, durch Schwefelammonium wird es zu Hämoglobin reduziert. Es hat vier Absorptionsstreifen, darunter einen besonders charakteristischen im Rot.

Die Verbindungen des Hämoglobins mit Kohlenoxyd und Stickoxyd haben nur Interesse, weil deren Entstehen häufig Ursache von Todesfällen ist. Das gilt besonders von Kohlenoxydhämoglobin. Kohlenoxyd hat grössere Verwandtschaft zum Hämoglobin als der Sauerstoff, es entzieht deshalb dem Sauerstoff das Hämoglobin und verhindert so die Bildung des zum Leben unentbehrlichen Oxyhämoglobins. Kohlenoxydhämoglobin ist in Lösung kirschrot, hat ein ähnliches Spektrum, wie das Oxyhämoglobin, seine beiden Absorptionsstreifen aber gehen auf Zusatz von Schwefelammonium nicht in den Streifen des reduzierten Hämoglobins über. Mit starker Natronlauge oder mit Ferrocyankalium und Essigsäure gibt Kohlenoxydhämoglobin einen hellroten Niederschlag.

Hämoglobin wird durch Säuren und Alkalien zerlegt in seine Komponenten Globin (96 %) und Hämatin (4 %).

Globin ist ein globulinartiger Eiweisskörper, der alle Eigenschaften eines Proteïns zeigt, aber keinen locker gebundenen Schwefel besitzt.

Hämatin, $C_{32}H_{32}N_4O_4Fe$, ist unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, auch in schwefelsäure- oder ammoniakhaltigem Alkohol. Die saure braunrote Hämatinlösung hat 4 Absorptionsstreifen (wie das Methämoglobin), die alkalische karmin-

rote dagegen nur einen im Orange. Durch Schwefelammonium wird das Hämatin zu Hämochromogen reduziert, das zwei Absorptionsstreifen im Grün hat. Hämatin entspricht dem Oxyhämoglobin, Hämochromogen dem reduzierten Hämoglobin.

Wird Hämatin mit wenig Kochsalz und Eisessig gekocht, so entstehen beim Abkühlen und Verdunsten des Eisessigs braune Krystalle, die sog. Teichmannschen Häminkrystalle. Hämin ist salzsaures Hämatin. Diese Reaktion wird zum Nachweis von Blut benutzt. Die Reaktion gelingt noch besser, wenn man statt Kochsalz Jodkali verwendet, wobei Krystalle von jodwasserstoffsaurem Hämatin entstehen.

Unter Einwirkung starker Schwefelsäure verliert das Hämatin sein Eisen und es entsteht Hämatoporphyrin. Dieses ist ein roter Farbstoff mit einem schmalen Absorptionsstreifen im Orange und einem breiten im Gelbgrün des Spektrums.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins siehe Kapitel II und III.

Hämatoïdin ist ein in orangefarbigen rhombischen Tafeln krystallisierender Farbstoff, der sich in alten Blutextravasaten aus Blutfarbstoff bildet und der mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin identisch sein soll.

Melanine, schwarze Pigmente des Körpers, sollen auch Derivate des Hämoglobins sein.

2. Verbindungen von Eiweiss mit Kohlehydraten. Glykoproteïde. Hierher gehören die

Mucine, Schleimstoffe, Bestandteile der Sekrete von Schleimdrüsen und Schleimhautepithelzellen, sowie der Sehnen und der Nabelschnur, sind in reinem Wasser unlöslich, geben aber infolge ihrer sauren Eigenschaften mit wenig Alkali neutrale fadenziehende Lösungen. Sie gerinnen nicht beim Kochen, werden durch Säuren aus salzarmen Lösungen vollständig gefällt, ebenso durch Alkohol und die meisten Eiweissfällungsmittel (nicht durch Salpetersäure, sowie Essigsäure und Ferrocyankalium). Sie zeigen alle Farbenreaktionen der Eiweissstoffe. Beim Kochen mit Säuren werden sie in Eiweiss und eine Polysaccharose, das tierische Gummi gespalten. Sie dienen dazu, die Schleimhäute schlüpfrig zu machen und vor mechanischen und chemischen Insulten zu schützen.

3. Verbindungen von Eiweiss mit phosphorhaltigen Substanzen sind die **Nucleïne** und **Nucleoalbumine.**

a) Die **Nucleïne,** so genannt, weil sie zuerst aus den Kernen von Fischblutkörperchen gewonnen wurden, sind einzuteilen in:

α) Paranucleïne, d. s. Verbindungen von Eiweiss mit Phosphorsäure.

β) Die echten Nucleïne, d. s. Verbindungen von Eiweiss mit den Nucleïnsäuren, welch letztere aus Phosphorsäure und den Xanthin- oder Nucleïnbasen zusammengesetzt sind.

b) Die **Nucleoalbumine** oder Nucleoproteïde sind Verbindungen der Nucleïne mit Eiweiss. Sie finden sich in den Zellen als Bestandteile sowohl des Kerns, als des Protoplasma; aus ihnen besteht das Chromatin des Kerns und wahrscheinlich auch die färbbaren Strukturelemente des Protoplasma. Sie sind unlöslich in Wasser, löslich in verdünnten Alkalien, mit denen sie wegen ihrer stark sauren Eigenschaften neutrale Verbindungen bilden. Sie werden gefällt durch Säuren und in gefälltem Zustand durch Hitze koaguliert; sie geben ferner die meisten anderen Eiweissreaktionen. Wegen ihrer leichten Zersetzlichkeit sind sie schwer darzustellen.

Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Alkalien werden die Nucleïne von den Nucleoalbuminen abgespalten und bei längerem Einwirken dieser Reagentien zerfallen die Nucleïne selbst in Eiweiss, Phosphorsäure und eventuell die Xanthinbasen (Xanthin, Guanin, Adenin, Hypoxanthin, d. s. Verbindungen, die in naher Beziehung zur Harnsäure stehen).

Einige Nucleoalbumine enthalten auch Eisen, z. B. das im Eigelb vorkommende Hämatogen, so genannt, weil aus ihm Hämoglobin entstehen soll.

Das am besten bekannte Nucleoalbumin ist das

Kaseïn, der Käsestoff der Milch. Es wird bei der Milchsekretion von den Milchdrüsenzellen gebildet. Es ist unlöslich in Wasser, bildet lösliche Verbindungen mit Alkalien und alkalischen Erden, liefert bei Spaltung mit Säuren Paranucleïn. Kaseïn gerinnt beim Kochen nicht, wird aber gefällt durch schwache Säuren. Durch Einwirkung eines Ferments, des Labs, wird aus ihm Parakaseïn abgespalten, das ist ein Eiweisskörper, der mit Kalksalzen eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet.

III. Proteosen

sind Spaltungsprodukte der Proteïne und Proteïde, die bei der Verdauung oder durch Einwirkung verdünnter Säuren entstehen und in ihrer elementaren Zusammensetzung sowohl unter sich, als auch von dem Eiweiss, aus dem sie hervorgehen, nur wenig verschieden sind. Ihre Bildung beruht nicht auf tiefgreifenden chemischen Aenderungen des Eiweiss, sondern nur auf Spaltung eines grossen Moleküls in viele gleichartige kleine unter Wasseraufnahme. Nur im Schwefelgehalt unterscheiden sich die Proteosen sowohl voneinander, als auch von ihren Muttersubstanzen.

Die Spaltung des Eiweiss erfolgt unter Bildung von Zwischenprodukten. Die Zwischenprodukte werden Albumosen, die End-

produkte der Spaltung Peptone genannt. Die Albumosen heissen je nach ihrer Herkunft auch Fibrinosen, Globulosen, Vitellosen, Kaseosen und Myosinosen.

Sämtliche Proteosen (Albumosen und Peptone) sind mit einer Ausnahme (Heteroalbumose) leicht löslich in Wasser und zum Teil (Pepton und einige Albumosen) auch diffusibel. Sie werden beim Erhitzen nicht koaguliert, durch Alkohol zwar gefällt, aber nicht koaguliert. Sie drehen alle die Polarisationsebene nach links; das Drehungsvermögen aller von einem Eiweisskörper stammenden Proteosen zusammen ist grösser als das des unverdauten Eiweiss bei den Produkten der Pepsinverdauung, kleiner bei denen der Pankreasverdauung. Die Proteosen geben alle Eiweissfarbenreaktionen, nicht aber alle Fällungsreaktionen.

Die Proteosen verhalten sich gegen Mineralsäuren und Basen wie Amidosäuren: Die Säuren addieren sich einfach an Ammoniakreste, die Metalle der Basen substituieren den Wasserstoff von Karboxylgruppen.

Die Proteosen reagieren, wie natives Eiweiss, neutral, weil die sauren Karboxyle und die basischen Ammoniakreste durch innere Bindung sich gegenseitig neutralisieren. Durch Mineralsäuren wird die Bindung gelöst, die stärkere Mineralsäure verdrängt das Karboxyl aus dem Ammoniakrest, die Verbindung reagiert wegen der frei gewordenen Karboxylgruppe sauer. Verbindet sich Alkali mit den Proteosen, so wird der Ammoniakrest frei, die Verbindung reagiert alkalisch. Das Bindungsvermögen der Proteosen für Säuren und Alkalien ist um so grösser, je weiter die Spaltung des Eiweiss gegangen ist; es ist am grössten beim Pepton und zwar vielmal grösser als beim genuinen Eiweiss.

Die Albumosen unterscheiden sich von den Peptonen, abgesehen von Molekulargrösse und Schwefelgehalt, durch ihr Verhalten beim Aussalzen: Albumosen werden durch Sättigung ihrer Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt, Peptone nicht.

Die **Albumosen** werden eingeteilt in primäre und sekundäre Albumosen, die sich voneinander durch ihre Fällbarkeit unterscheiden: Die primären Albumosen (Protalbumose und Heteroalbumose) werden durch Sättigung mit Kochsalz aus neutraler, die sekundären (Deuteroalbumose) aber nur aus saurer Lösung oder gar nicht gefällt.

Auch anderen Fällungsmitteln gegenüber verhalten sich die sekundären Albumosen schwieriger, als die primären: so werden sie durch Salpetersäure oder 2%ige Kupfersulfatlösung nicht mehr, durch Ferrocyankalium und Essigsäure nur langsam und unvollkommen gefällt. Von den aus krystallisiertem Serumalbumin gewonnenen Albumosen haben die primären mehr fest gebundenen, die sekundären mehr locker gebundenen Schwefel.

Man will mittelst der Gefrierpunktmethode gefunden haben, dass die

Deuteroalbumosen ein grösseres Molekulargewicht haben, als die Protalbumose. Demnach dürften die Deuteroalbumosen nicht als Spaltungsprodukt der Protalbumose anzusehen sein.

Die **Peptone** werden von keinem Eiweissfällungsmittel ausser von Gerbsäure und Phosphorwolframsäure gefällt. Sie sind diffusibler als die Albumosen, doch ist ihre Diffusibilität viermal geringer, als die des Traubenzuckers. Sie lösen sich in jedem Verhältnis leicht in Wasser. Ihre Lösungen schmecken ekelhaft bitter.

Besonders charakteristisch für die Peptone ist ihre Biuretreaktion; sie geben eine rote Färbung, während die anderen Eiweisskörper rotviolette Farbe geben.

Die verschiedenen Peptone unterscheiden sich voneinander durch ihren Schwefelgehalt: einige haben locker gebundenen, andere nur fest gebundenen Schwefel, sowie durch ihr Verhalten gegenüber dem Pankreasferment Trypsin: die „Hemipeptone“ werden durch Trypsin gespalten in Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure etc., die „Antipeptone“ nicht.

Ueber die Zahl der aus einem Eiweissmolekül entstehenden Peptonmoleküle lässt sich noch nichts Sicheres aussagen. Aus 1 Molekül krystallisiertem Serumalbumin könnten, wenn das berechnete Molekulargewicht 17070 richtig ist, wegen der 10 Schwefelatome im Molekül höchstens 10 Peptonmoleküle entstehen, da jedes Peptonmolekül mindestens 1 Schwefelatom enthalten muss, falls es noch als Eiweiss angesehen werden soll.

Albumosen und Peptone finden sich in unserem Körper nur im Magendarmkanal; hier entstehen sie durch die Verdauung aus dem aufgenommenen Nahrungseiweiss. Ihre Bildung bezweckt, das meist unlösliche, weil koagulierte, oder doch mindestens nicht diffusible Nahrungseiweiss in eine lösliche diffusible, auf jeden Fall resorptionsfähige Form überzuführen.

Proteosenähnliche Stoffe entstehen auch bei Einwirkung hochgespannten Wasserdampfes auf genuine Eiweisskörper. Diese Produkte werden Atmidalbumosen und Atmidpeptone genannt. Sie haben keinen locker gebundenen Schwefel und unterscheiden sich auch hinsichtlich ihrer Fällbarkeit von den gewöhnlichen Proteosen. Im Darm werden Atmidproteosen schlecht resorbiert. Offenbar erleiden die Eiweisskörper durch hochgespannte Wasserdämpfe ausser der Spaltung noch Veränderungen, die sie zur Ernährung mehr oder weniger unbrauchbar machen.

IV. Albuminoïde

sind Derivate der Eiweisskörper, die noch die charakteristische elementare Zusammensetzung derselben haben, aber im chemischen, physikalischen und vor allem physiologischen Verhalten bedeutende Abweichungen zeigen. Der Schwefelgehalt ist bei einigen Albuminoïden

grösser, bei anderen kleiner, als der der Proteïne. Sie geben nicht alle die charakteristischen Farbenreaktionen, weil ihnen zum Teil die aromatischen Gruppen fehlen; daher geben sie auch nicht alle beim Kochen mit Laugen Tyrosin. Sie sind in Wasser nicht löslich, quellen aber darin auf. Sie koagulieren in der Hitze nicht.

In physiologischer Hinsicht unterscheiden sich die Albuminoïde von den Proteïnen dadurch, dass sie entweder, weil ganz unverdaulich, für die Ernährung überhaupt wertlos sind, oder, wenn verdaulich und resorbierbar, doch nicht im stande sind, das verbrauchte Körpereiweiss vollständig zu ersetzen, was die anderen Eiweisskörper vermögen.

Auch in ihrer Bedeutung für den Aufbau unseres Körpers besteht zwischen den Proteïnen und Proteïden einerseits und den Albuminoïden anderseits ein wichtiger Unterschied. Proteïne und Proteïde bilden die Grundlage der lebendigen Substanz und als solche die Hauptbestandteile der Gewebszellen. Die Albuminoïde dagegen kommen nur als Intercellularsubstanzen vor; sie sind zwar Zellprodukte und stehen wahrscheinlich mit den Zellen noch in gewissen Stoffwechselbeziehungen, ihre hauptsächliche physiologische Bedeutung liegt aber darin, dass sie Gerüst- und Decksubstanzen sind. Sie bilden die organische Grundlage der Knochen und Knorpel, der Sehnen, Fascien, überhaupt des Bindegewebes und der Schutzdecken des Körpers: Epidermis, Haare, Nägel. Sie sind die wesentlichsten organischen Bestandteile der Gebilde, die dem Körper Form und Stabilität verleihen.

Die Albuminoïde sind spezifisch tierische Produkte. Sie werden von den Zellen, deren Intercellularsubstanz sie sind, selbst produziert; bei den Epidermiszellen wird sogar das ganze Protoplasma in eine bestimmte Albuminoïdsubstanz umgewandelt. Sie entstehen aus dem Zelleiweiss durch chemische Umwandlungen, deren Natur noch unbekannt ist.

Albuminoïde verbinden sich, wie andere Eiweisskörper, mit Säuren und Alkalien; die Amidosäurenatur tritt bei einigen von ihnen noch mehr hervor, als bei den anderen Eiweissstoffen.

Albuminoïde liefern bei der Verdauung, wenn sie überhaupt verdaut werden, proteosenähnliche Produkte.

Zu den Albuminoïden gehören:

1. **Keratine**, die Hauptbestandteile der verhornten Epidermiszellen, der Haare, der Nägel, der Nervenmarkscheiden (hier Neurokeratin genannt), sind schwefelreich (2—5 %); ein grosser Teil des Schwefels ist locker gebunden, d. h. leicht durch Alkali abspaltbar. Sie geben alle Eiweiss-

reaktionen, liefern bei der Zersetzung Tyrosin; sie lösen sich nicht in Wasser, sind ohne Zersetzung überhaupt unlöslich und ganz unverdaulich.

2. **Elastin**, in den elastischen Fasern, hat keinen fest gebundenen, sondern nur locker gebundenen Schwefel, gibt sämtliche Eiweissfarbenreaktionen und die entsprechenden Zersetzungsprodukte, ist unlöslich in Wasser, wird nur durch Pankreassaft, nicht durch Magensaft zu Pepton verdaut.

3. **Kollagen** ist das in grösster Menge in unserem Körper vertretene Albuminoïd, es bildet die Bindegewebsfibrillen, die organische Grundsubstanz der Knochen und Knorpel. Es hat keinen locker gebundenen Schwefel, gibt nicht die Adamkiewiczsche und Millonsche Reaktion, liefert bei der Zersetzung kein Tyrosin, enthält also keine aromatische Oxygruppe. Es hat etwas grösseren Sauerstoffgehalt als Eiweiss, entsteht daher wahrscheinlich durch Oxydation aus Eiweiss.

Kollagen, längere Zeit mit Wasser gekocht, löst sich unter Wasseraufnahme auf, gesteht aber beim Abkühlen zu einer festen Gallerte und heisst dann **Glutin** oder **Leim.** Durch Erhitzen auf 130° wird Leim wieder in Kollagen verwandelt. Leim ist ein Hydrat des Kollagens. Er ist löslich in heissem, nicht aber in kaltem Wasser (also umgekehrt, wie genuines Eiweiss), in dem er nur quillt.

Leim wird nicht gefällt durch Mineralsäuren, auch nicht durch Ferrocyankalium und Essigsäure oder Schwermetallsalze (ausser Sublimat mit Salzsäure), dagegen lässt er sich aussalzen. Er gibt die Biuret- und Xanthoproteïnreaktion.

Leim wird durch Pepsin schwieriger, durch Trypsin leicht verdaut unter Bildung von Gluteosen und Leimpepton. Ueber die Bedeutung des Leims als Nahrungsmittel siehe Kapitel VIII.

4. **Chondrin**, Knorpelleim, ist ein Gemenge von Glutin mit der Chondroïtinschwefelsäure; letztere ist eine Aetherschwefelsäure des Chondroïtins, eines stickstoffhaltigen Kohlehydratabkömmlings, und kann durch verdünnte Laugen aus Knorpel extrahiert werden. Durch Kochen mit verdünnter Mineralsäure geht das Chondroïtin unter Abspaltung von Essigsäure in das stickstoffhaltige Chondrosin über. Chondrosin reduziert Kupferoxyd in alkalischer Lösung und zerfällt beim Kochen mit Bariumhydrat in Glykuronsäure und Glykosamin.

Anhang zu den Eiweisskörpern: **Fermente.**

Zu den eiweissartigen Stoffen werden auch die ungeformten Fermente gerechnet, deren Zusammensetzung meist unbekannt ist, die aber einige Eigenschaften mit dem Eiweiss gemeinsam haben. Sie sind löslich in Wasser und Glycerin, sie werden durch Alkohol

gefällt und zum Teil koaguliert, sie sind fällbar durch Aussalzen, nicht diffusibel, geben die Eiweissfarbenreaktionen. Sie sind Produkte der Zellthätigkeit.

Von den hier erwähnten ungeformten Fermenten unterscheidet man die geformten, das sind Organismen (Bakterien, Pilze), die in Berührung mit gewissen Substanzen diese zerlegen (z. B. Hefepilz, Bacterium lactis siehe S. 17).

Die wichtigste Eigenschaft der Fermente ist, dass sie schon in geringster Menge beliebig grosse Mengen gewisser Substanzen chemisch verändern, ohne selbst dabei chemische Veränderung zu erleiden. Ihre Wirkung besteht im allgemeinen in der Spaltung eines grossen Moleküls in kleinere unter Wasseraufnahme und Umwandlung chemischer Spannkraft in kinetische Energie. Ihre Wirkung hängt ab von der Reaktion und der Konzentration der Lösung der Substanz, auf die sie wirken: sie sind um so weniger wirksam, je konzentrierter die Lösung ist. Durch Erhitzen werden sie wirkungslos.

Man teilt sie ein in:

1. Gerinnungsfermente, die gewisse lösliche Eiweisskörper in einen unlöslichen und einen löslichen Teil spalten (z. B. Blutgerinnungsferment, Labferment des Magens, Myosinferment).

2. Verdauungsfermente, die die aufgenommenen unlöslichen oder löslichen, aber nicht resorbierbaren Nahrungsstoffe durch hydrolytische Spaltung in lösliche resorbierbare Spaltungsprodukte spalten; hierher gehören:

a) Diastatische Fermente (im Speichel, Pankreassaft), die Stärke in Zucker verwandeln;
b) peptische Fermente (im Magen- und Pankreassaft), die Proteïne in Proteosen spalten;
c) fettspaltendes Ferment (im Pankreassaft), das die Neutralfette in Glycerin und Fettsäure spaltet.

Ueber die Wirkungsart der Fermente im einzelnen siehe die betreffenden Abschnitte der speziellen Physiologie.

§ 3. Endprodukte des Stoffwechsels.

Hierher gehören die Substanzen, die bei der Verbrennung der kraftliefernden Körpersubstanzen (Eiweiss, Fett, Kohlehydrate) entstehen und aus dem Körper ausgeschieden werden.

Es ist möglich, ja sogar wahrscheinlich, dass die Endprodukte des Stoffwechsels nicht direkt bei der Verbrennung aus der Körpersubstanz entstehen, sondern dass dabei erst eine Reihe von Zwischenprodukten gebildet wird. Ueber diese intermediären Stoffwechselprodukte wissen wir aber noch nichts; alles, was darüber bisher angegeben worden ist, beruht lediglich auf Vermutungen. Wir können uns daher damit begnügen, die Endprodukte aufzuzählen.

Unter den Endprodukten des Stoffwechsels sind an erster Stelle zu nennen die früher schon erwähnten: **Wasser** und **Kohlensäure,** die Hauptverbrennungsprodukte jeder organischen Substanz.

Unter abnormen Verhältnissen kommt es vor, dass organische Verbindungen von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, die noch brennbar sind, aus dem Körper ausgeschieden werden, offenbar als Produkte einer unvollständigen Verbrennung. Solche Stoffe sind:

1. Milchsäure, $C_3H_6O_3$. Man kennt drei Milchsäuren:

a Aethylenmilchsäure: $CH_2OH \cdot CH_2 \cdot COOH$, ist im Körper nur in sehr kleinen Mengen gefunden worden.

b Aethylidenmilchsäure: $CH_3 \cdot CHOH \cdot COOH$ und zwar:

α die optisch inaktive Gärungsmilchsäure, die bei der Milchsäuregärung der Kohlehydrate entsteht;

β die optisch aktive, rechtsdrehende Fleischmilchsäure, die im Muskel gefunden worden ist und im Harn ausgeschieden vorkommt.

Fleischmilchsäure ist eine syrupöse Flüssigkeit, in Wasser, Alkohol und Aether löslich: sie bildet mit Zink ein charakteristisches krystallisierendes Salz, mit dessen Hilfe man die Fleischmilchsäure rein darstellt.

Milchsäure findet sich im Harn bei ungenügender Sauerstoffzufuhr (Dyspnoë).

2. β-Oxybuttersäure ($CH_3 \cdot CHOH \cdot CH_2 \cdot COOH$), Acetessigsäure ($CH_3 \cdot CO \cdot CH_2 \cdot COOH$) und Aceton ($CH_3 \cdot CO \cdot CH_3$) kommen in Krankheiten, besonders bei Diabetes, im Harn ausgeschieden vor. Aceton kommt in sehr geringen Mengen auch im normalen Harn vor.

3. Hier ist zu erwähnen, dass auch Oxalsäure ($COOH \cdot COOH$) in sehr geringen Mengen im Harn vorkommt als oxalsaurer Kalk, in Briefcouvertform krystallisierend.

Während die Verbrennung der Kohlehydrate und Fette nur Wasser und Kohlensäure liefert, entstehen aus dem Eiweiss ausserdem noch eine Reihe anderer Produkte, die den Stickstoff, Schwefel und Phosphor des Eiweiss enthalten. Diese Produkte haben also Bedeutung für die Beurteilung der Grösse des Eiweissstoffwechsels.

Schwefel und Phosphor des Eiweiss gehen bei der physiologischen Verbrennung in Schwefelsäure und Phosphorsäure über, die als Salze zur Ausscheidung kommen.

Die stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels sind meistens noch brennbar. Das Eiweiss wird bei der physiologischen Verbrennung also nicht ganz oxydiert, sondern hinterlässt einen noch oxydierbaren Rest, der aber im Körper nicht mehr verwendet werden kann. Die stickstoffhaltigen Endprodukte sind:

1. **Ammoniak,** kommt als Ammoniaksalz in geringen Mengen in den Ausscheidungen vor.

2. **Harnstoff,** $CO(NH_2)_2$, das Diamid der Kohlensäure oder das Karbamid, krystallisiert in farblosen langen rhombischen Prismen, reagiert neutral, schmeckt kühlend salpeterartig. Er schmilzt bei 130—132° C., zersetzt sich aber in Lösung schon bei 60—70° C. Er löst sich in Wasser und Alkohol, ist dagegen unlöslich in Aether.

Zersetzungen des Harnstoffs:

Harnstoff in Substanz erhitzt, gibt Ammoniak ab und bildet Biuret. Es bilden sich aus 2 Mol. Harnstoff 1 Mol. Biuret und 1 Mol. Ammoniak:



$$2\,CO(NH_2)_2 = NH_2 . CO . NH . CO . NH_2 + NH_3.$$

Biuret gibt mit Kupfersulfat und Kalilauge rotviolette Färbung (daher der Name Biuretreaktion!).

Beim Erhitzen mit Barytwasser, Alkalilauge, ferner unter der Einwirkung gewisser Mikroorganismen (bei der alkalischen Harngärung) geht der Harnstoff unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak über.

Natriumhypobromit zersetzt den Harnstoff in Kohlensäure, Wasser und Stickstoff:



$$CO(NH_2)_2 + 3\,NaOBr = 3\,NaBr + CO_2 + 2\,H_2O + N_2.$$

Verbindungen des Harnstoffs:

Der Harnstoff geht mit mehreren Säuren und Salzen charakteristische Verbindungen ein; die Säuren addieren sich dabei an einen der Ammoniakreste, wobei der Stickstoff fünfwertig wird. Die wichtigsten Verbindungen sind:

a) Salpetersaurer Harnstoff, $CO(NH_2)_2 . HNO_3$. Er krystallisiert in sechsseitigen farblosen glänzenden Plättchen, ist leicht löslich in reinem Wasser, schwer löslich in salpetersäurehaltigem Wasser. Man erhält die Krystalle, wenn man zu konzentrierter Harnstofflösung einen Ueberschuss von starker Salpetersäure setzt. Die Verbindung dient zum Nachweis und zur Darstellung von Harnstoff.

b) Oxalsaurer Harnstoff $[CO . (NH_2)_2]_2 . C_2H_2O_4$.

c) Merkurinitratharnstoff entsteht als weisser Niederschlag, wenn man zu Harnstofflösung Merkurinitratlösung setzt. Das Verhältnis, in dem sich Harnstoff und Merkurinitrat binden, ist verschieden je nach der Konzentration der verwendeten Harnstoff- und Merkurinitratlösung. Auf der Ausfällung des Harnstoffs mit Merkurinitrat beruht die Liebigsche Titriermethode zur Bestimmung des Harnstoffs.

Synthese des Harnstoffs:

Der Harnstoff entsteht

1. durch Erhitzen von Ammoniumcyanat:



$$NH_4 . O . CN = CO(NH_2)_2 \text{ (Wöhler 1828);}$$

2. aus Ammoniumkarbonat unter Wasserabspaltung beim Erhitzen mit metallischem Natrium;

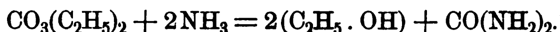
3. aus karbaminsaurem Ammoniak $(NH_2 . COONH_4)$ unter Wasserabspaltung bei Durchleitung elektrischer Wechselströme durch die Lösung;

4. aus Karbonylchlorid und Ammoniak:



$$COCl_2 + 2NH_3 = CO(NH_2)_2 + 2HCl;$$

5. aus Kohlensäureäthylester und Ammoniak:



$$CO_3(C_2H_5)_2 + 2NH_3 = 2(C_2H_5 . OH) + CO(NH_2)_2.$$

Vorkommen und Entstehen des Harnstoffs im Tierkörper.

Der Harnstoff bildet den grössten Teil der Trockensubstanz des Harns des Menschen und der Säugetiere, er findet sich in geringer Menge im Blut, in allen Gewebsflüssigkeiten und vielen Organen des Körpers.

Der Harnstoff bildet das wichtigste stickstoffhaltige Endprodukt der Eiweissverbrennung. Andere stickstoffhaltige Endprodukte entstehen nur in geringer Menge. Die Grösse der Harnstoffausscheidung hängt daher im allgemeinen von der Grösse des Eiweissstoffwechsels ab.

Der Harnstoff wird im Tierkörper mindestens zu einem grossen Teil aus den Verbrennungsprodukten des Eiweiss, nämlich der Kohlensäure und dem Ammoniak, durch synthetische Prozesse gebildet. Dass diese Bildung möglich ist, wird bewiesen durch folgende Thatsachen:

Gewisse Ammoniaksalze (vor allem kohlensaures Ammoniak) erscheinen, wenn sie in den Körper eingeführt werden, nicht als solche im Harne wieder, wohl aber ist danach die Menge des ausgeschiedenen Harnstoffs vermehrt. Dasselbe ist der Fall bei Eingabe einiger substituierter Ammoniake, nämlich der Amidosäuren Leucin, Glykokoll, Tyrosin u. a.

Der Beweis, dass das eingeführte Ammoniak wirklich zur Harnstoffbildung verbraucht wird, und nicht etwa bloss eine vermehrte Eiweisszersetzung und dadurch vermehrte Harnstoffausscheidung veranlasst, wird erbracht durch die Thatsache, dass nach Eingabe gewisser substituierter Ammoniake entsprechend substituierte Harnstoffe entstehen.

So wurde nach Eingabe von Metamidobenzoësäure ($NH_2 . C_6H_4 . COOH$) gefunden: $\mathbf{NH_2 . CO . NH} . C_6H_4 . COOH$ (Uramidobenzoësäure).

Der Ort der synthetischen Bildung des Harnstoffs aus Ammoniak ist die Leber. Leitet man durch die Leber eines Hundes gleich nach dem Tode künstlich Blut hindurch (in die Pfortader hinein, aus den Lebervenen heraus) und setzt dem Blute kohlensaures Ammoniak zu, so nimmt bei der Durchleitung der Ammoniakgehalt des Blutes ab, der Harnstoffgehalt zu. Nach künstlicher Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf und bei manchen Lebererkrankungen ist die Harnstoffausscheidung vermindert, dagegen die Ausscheidung

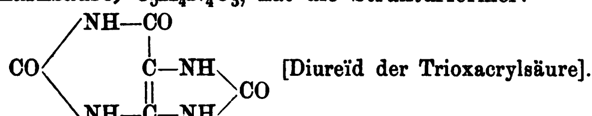
von Ammoniak, sowie von Amidosäuren (Leucin, Tyrosin) durch den Harn gesteigert.

Die Art der Bildung der substituierten Harnstoffe weist auf eine Bedeutung der Karbaminsäure bei der Harnstoffbildung hin. Vielleicht entstehen beim Eiweissstoffwechsel Karbaminsäure und Ammoniak, die in der Leber zu Harnstoff umgebildet werden. Es würde daher der Harnstoff seiner Entstehung nach als Amid der Karbaminsäure anzusehen sein.

Die Bildung des Harnstoffs aus Ammoniaksalzen scheint den Zweck zu haben, das beim Eiweissstoffwechsel entstehende und für den Körper schädliche Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen.

Fraglich ist, ob aller im Körper gebildete Harnstoff aus Ammoniak und Ammoniakderivaten entsteht. Es ist wahrscheinlich, dass der Harnstoff wenigstens zum Teil auch direkt aus dem Eiweiss abgespalten werden kann.

3. **Harnsäure,** $C_5H_4N_4O_3$, hat die Strukturformel:



Harnsäure krystallisiert rein dargestellt in farblosen, rhombischen Prismen, direkt aus dem Harn aber in durchwachsenen oder rosettenförmigen, gefärbten Hantel- und Wetzsteinformen. Harnsäure ist sehr schwer löslich in kaltem (0,05 g im Liter), etwas leichter in heissem Wasser (0,5 g im Liter) oder bei Gegenwart von Harnstoff; sie ist unlöslich in Alkohol und Aether.

Als zweibasische Säure bildet die Harnsäure neutrale und saure Salze. Die neutralen Alkalisalze sind in Wasser ziemlich löslich, auch die sauren Salze lösen sich etwas leichter als die freie Säure, doch fallen sie schon beim Abkühlen des Harns aus und bilden, indem sie Harnfarbstoffe mit niederreissen, rotbraune Niederschläge (Sedimentum lateritium).

Die harnsauren Salze der alkalischen Erden, der meisten Metalle und auch des Ammoniak sind in Wasser schwer löslich.

Die Schwerlöslichkeit der Harnsäure ist die Ursache davon, dass sie leicht in den Nieren und Harnwegen, sowie in den Geweben des Körpers abgelagert wird (Harngries, Gicht).

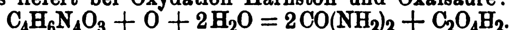
Wird Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockene verdampft, so färbt sich der Rückstand nach Zusatz von Ammoniak rotviolett, nach Zusatz von Natronlauge blauviolett (Murexidprobe zum Nachweis der Harnsäure).

Durch vorsichtige Oxydation entsteht aus Harnsäure Allantoin und Kohlensäure:



$$C_5H_4N_4O_3 + O + H_2O = C_4H_6N_4O_3 \text{ (Allantoin)} + CO_2.$$

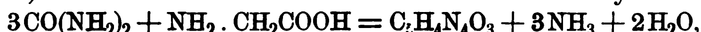
Allantoin kommt in der Allantoisflüssigkeit und im Harn der Säuglinge vor; es liefert bei Oxydation Harnstoff und Oxalsäure:



$$C_4H_6N_4O_3 + O + 2H_2O = 2CO(NH_2)_2 + C_2O_4H_2.$$

Synthetisch lässt sich Harnsäure darstellen:

a) durch Zusammenschmelzen von Harnstoff und Glykokoll:



$$3CO(NH_2)_2 + NH_2 . CH_2COOH = C_5H_4N_4O_3 + 3NH_3 + 2H_2O,$$

b) aus Harnstoff und Trichlormilchsäureamid:



$$2CO(NH_2)_2 + C_3Cl_3O_2H_2NH_2 = C_5H_4N_4O_3 + ClNH_4 + H_2O + 2HCl.$$

Vorkommen und Entstehen der **Harnsäure** im Tierkörper:

Die Harnsäure kommt in geringen Mengen im Harn, sowie im Blute und den Organen des Menschen und der Säugetiere vor, findet sich aber als Hauptbestandteil im Harn der Vögel und Reptilien. Sie entsteht wie Harnstoff aus dem zersetzten Eiweiss.

Bei Vögeln scheint Harnsäure synthetisch aus Milchsäure und Ammoniaksalzen in der Leber gebildet zu werden. Wird bei Vögeln die Leber exstirpiert, so werden nämlich statt der Harnsäure Milchsäure und Ammoniaksalze durch den Harn ausgeschieden. Vögel scheiden ferner eingegebenen Harnstoff und Amidosäuren in Form von Harnsäure aus ihrem Körper aus. Ob auch bei Säugetieren Harnsäure synthetisch gebildet wird, ist nicht bekannt.

Die Harnsäure ist den Nucleïnbasen nahe verwandt, sie kann durch Reduktion in Xanthin und Hypoxanthin (siehe unten) verwandelt werden. Sie entsteht daher wahrscheinlich im Tierkörper durch Spaltung und Oxydation der Nucleïne.

Es wird angenommen, dass die Harnsäure besonders aus den Kernnucleïnen zerfallener Leukocyten entstehe, weil Vermehrung und grösserer Zerfall der Leukocyten im Blute (Leukämie) von beträchtlich vermehrter Harnsäureausscheidung begleitet ist und weil beim Digerieren von Milzpulpa, oder sogar gekochtem wässrigem Milzextrakt mit Blut Harnsäure gebildet wird, wozu aber die oxydative Thätigkeit des Blutes erforderlich ist.

Die Harnsäureausscheidung steigt mit der Zufuhr nucleïnreicher Nahrung. Harnsäure, in den Säugetierkörper eingeführt, wird grösstenteils als Harnstoff ausgeschieden.

4. **Nucleïn- oder Xanthinbasen** und zwar

a) Guanin, $C_5H_5N_5O$. c) Adenin, $C_5H_5N_5$.

b) Xanthin, $C_5H_4N_4O_2$. d) Hypoxanthin, $C_5H_4N_4O$.

Diese Substanzen sind nahe miteinander verwandt. Hypoxanthin

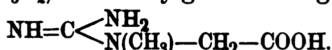
ist ein Oxydationsprodukt des Adenins, Xanthin ist ein Oxydationsprodukt des Guanins und des Hypoxanthins. Sie werden als Vorstufen der Harnsäure, resp. des Harnstoffs angesehen, denn durch Reduktion von Harnsäure erhält man Xanthin und Hypoxanthin. Sie entstehen bei der Spaltung der Nucleïne (siehe S. 29).

In geringer Menge kommen sie im Harn, im Blute und den Organen, besonders Leber und Milz, vor. Ihre Ausscheidung ist gesteigert bei Leukämie.

5. **Hippursäure,** Benzoylglykokoll, $C_6H_5 . CO . NH . CH_2 . COOH$, findet sich im Harne der Pflanzenfresser. Sie entsteht durch Synthese aus Benzoësäure ($C_6H_5 . COOH$) und Glykokoll ($NH_2CH_2 . COOH$) in der Niere.

6. **Kreatin** und **Kreatinin.**

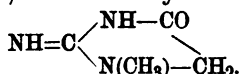
Kreatin, $C_4H_9N_3O_2$, ist Methylguanidinessigsäure:



$$NH{=}C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown N(CH_3){-}CH_2{-}COOH.\end{matrix}$$

Guanidin ist Imidoharnstoff: $NH = C(NH_2)_2$.

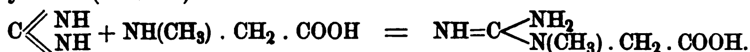
Kreatinin, $C_4H_7N_3O$, ist das Anhydrid des Kreatins:



$$NH{=}C\begin{matrix}\diagup NH{-}CO \\ \diagdown N(CH_3){-}CH_2.\end{matrix}$$

Kreatin lässt sich durch Kochen mit verdünnten Säuren in Kreatinin verwandeln, Kreatinin durch Kochen mit Alkalien wieder in Kreatin.

Synthetisch lässt sich Kreatin darstellen aus Cyanamid und Methylglykokoll (Sarcosin)



$$C\begin{matrix}\diagup NH \\ \diagdown NH\end{matrix} + NH(CH_3) . CH_2 . COOH = NH{=}C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown N(CH_3) . CH_2 . COOH.\end{matrix}$$

Kreatin und Kreatinin krystallisieren in monoklinen Prismen. Beide sind löslich in Wasser. Kreatin reagiert neutral, Kreatinin alkalisch. Beide liefern bei Einwirkung von Alkalien unter anderen Zersetzungsprodukten auch Harnstoff.

Kreatinin in alkalischer Lösung gibt mit einigen Tropfen Nitroprussidnatrium eine bald abblassende Rotfärbung (Weylsche Kreatininprobe), die durch nachträglichen Zusatz von Essigsäure nicht wieder, wie beim Aceton, hervorgerufen wird.

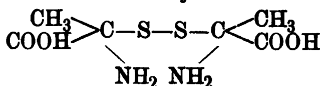
Mit Chlorzink verbindet sich Kreatinin zu einem schwer löslichen, leicht krystallisierenden Doppelsalz, dem Chlorzinkkreatinin.

Kreatin findet sich im Blut und vielen Organen, hauptsächlich in den Muskeln, es wird als Vorstufe des Harnstoffs angesehen. Kreatinin ist Bestandteil des Harns.

Ob das Kreatinin des Harns aus dem Kreatin der Muskeln hervorgeht, ist noch fraglich. Der Kreatingehalt der Muskeln soll durch Muskelarbeit zunehmen, nicht aber der Kreatiningehalt des Harns. Anderseits ist beobachtet worden, dass bei Tieren nach Einführung von Kreatin in den Magen die Kreatininausscheidung im Harn entsprechend gesteigert ist.

Karnin, $C_7H_8N_4O_3$, ist auch ein Bestandteil des Muskels, der durch Oxydation mit Salpetersäure in Hypoxanthin übergeführt wird.

Cystin, auch ein stickstoffhaltiger Körper, der im Harn vorkommt unter pathologischen Bedingungen (bei starker Darmfäulnis, Darmerkrankungen), ist das Disulfid der Amidoäthylidenmilchsäure:



Das Cystin ist merkwürdig, weil in ihm Schwefel in nicht oxydierter Form aus dem Körper ausgeschieden wird.

7. **Gallensäuren** sind Paarungen von einer stickstoffhaltigen mit einer stickstofffreien Säure. Der stickstoffhaltige Teil ist eine Amidosäure (Glykokoll oder Taurin), der stickstofffreie ist Cholalsäure (resp. Fellinsäure).

Die Gallensäuren sind löslich in Wasser, Alkohol, unlöslich in Aether. Sie werden aus der alkoholischen Lösung durch Aether krystallinisch gefällt.

Sie geben mit Furfurol und konzentrierter Schwefelsäure oder mit Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure (wobei erst Furfurol gebildet wird) eine kirschrote Färbung (Pettenkofersche Reaktion).

Die Gallensäuren sind einbasische Säuren, die sich mit Alkalien zu Salzen verbinden. Die Salze sind optisch aktiv, rechtsdrehend.

In der menschlichen Galle finden sich:

a) die **Glykocholsäure,** $C_{26}H_{43}NO_6$,
ist eine Paarung von Glykokoll und Cholalsäure;

b) die **Taurocholsäure,** $C_{26}H_{45}NSO_7$,
ist eine Paarung von Taurin mit Cholalsäure.

Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$,
eine einbasische Säure mit drei —OH-Gruppen (Trioxysäure), ist eine ungesättigte Verbindung, denn sie addiert direkt Brom. Ihre Konstitution ist im übrigen unbekannt, ebenso ihre Entstehung im Organismus. Ihr hoher Kohlenstoffgehalt macht es wahrscheinlich, dass sie erst durch Synthese gebildet wird.

Neben Cholalsäure findet sich in der menschlichen Galle als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren auch die Fellinsäure, $C_{23}H_{40}O_4$. Bei Tieren kommen noch andere der Cholalsäure verwandte Säuren als stickstofffreier Bestandteil der Gallensäuren vor.

Glykokoll, Amidoessigsäure, $NH_2CH_2 . COOH$, ist Zersetzungsprodukt der Eiweisskörper; es kommt vor besonders unter den Spaltungsprodukten des Leims.

Taurin, Amidoäthylsulfonsäure, $NH_2 . C_2H_4 . SO_2OH$ (der Schwefel ist direkt an Kohlenstoff gebunden, daher Sulfonsäure), darf auch als Stoffwechselprodukt des Eiweiss angesehen werden.

Die Gallensäuren werden in der Leber gebildet und als Natriumsalze mit der Galle ausgeschieden. Im Darm werden sie zum Teil wieder resorbiert, zum Teil durch die Darmfäulnis in ihre Anhydride, die Dyslysine, übergeführt. Die Gallensäuren begünstigen im Darm die Resorption der Fette (siehe Kapitel X).

8. **Gallenfarbstoffe.** Die wichtigsten sind:

a) das **Bilirubin,** ein rotgelber Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_6$,

b) das **Biliverdin,** ein grüner Farbstoff, $C_{32}H_{36}N_4O_8$.

Biliverdin ist ein Oxydationsprodukt des Bilirubins.

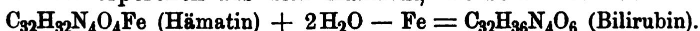
Die Gallenfarbstoffe sind schwache Säuren, bilden mit Alkalien lösliche, mit Kalk unlösliche Salze (letztere finden sich in Gallensteinen).

Bilirubin ist schwer löslich in Alkohol, leicht löslich in Chloroform, krystallisiert in rhombischen Tafeln. Biliverdin ist leicht löslich in Alkohol, schwer löslich in Chloroform.

Bilirubin geht bei der Reduktion durch Wasserstoff in Statu nascendi unter Wasseraufnahme in Hydrobilirubin $C_{32}H_{40}N_4O_7$ über, das mit einem Farbstoff des Harns, dem Urobilin identisch sein soll, sich aber durch Oxydation nicht wieder in Bilirubin verwandeln lässt.

Gmelinsche Probe: Wenn man in einem Reagenzglas Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig mit einer wässrigen Lösung von Gallenfarbstoff überschichtet, so entstehen an der Berührungsstelle beider Flüssigkeiten farbige Schichten, und zwar von oben nach unten: grün, blau, violett, rot, rotgelb. Die Farbstoffe, die die verschiedenen Farben geben, entstehen durch Oxydation des Bilirubins, resp. Biliverdins; sie stellen verschiedene Oxydationsstufen der Gallenfarbstoffe dar.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber bei dem Zerfall der roten Blutkörperchen aus dem Hämatin, das sein Eisen verliert:



$$C_{32}H_{32}N_4O_4Fe \text{ (Hämatin)} + 2H_2O - Fe = C_{32}H_{36}N_4O_6 \text{ (Bilirubin)}.$$

9. Ausser den genannten Endprodukten des Stoffwechsels finden sich im Harn noch aromatische Körper ausgeschieden, von denen aber nicht sicher zu sagen ist, ob sie beim Stoffwechsel entstehen oder ob sie bloss als Durchgangsprodukte durch den Körper anzusehen sind. Bei der Eiweissfäulnis im Darm bilden sich nämlich aromatische Verbindungen (Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol, Skatol), die, soweit sie nicht schon mit dem Kot ausgeschieden werden, in den Körper gelangen, hier nur in geringem Masse oxydiert werden (zu Indoxyl, Skatoxyl) und zum Teil mit Schwefelsäure gepaart im Harn den Körper verlassen. Weiteres darüber siehe Kapitel VII und IX.

Kapitel II. Blut.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige, salzig schmeckende, eigentümlich riechende Flüssigkeit von 1,053—1,066 spez. Gewicht. Es reagiert alkalisch; der Grad seiner Alkalescenz ist gleich dem einer 0,2—0,4%igen Sodalösung.

Das Blut zirkuliert in einem weit verzweigten, in sich geschlossenen Röhrensystem durch den ganzen Tierkörper. Seine wesentlichste physiologische Aufgabe ist, den Stoffverkehr zwischen den Organen zu vermitteln, Ernährungsstoffe den Organen zuzuführen und die Stoffwechselprodukte zu entfernen.

Das Blut besteht aus einer klaren, gelblich gefärbten Flüssigkeit, dem Plasma, und darin suspendierten körperlichen Bestandteilen, den roten und weissen Blutkörperchen. Histologisch betrachtet, ist das Blut ein Gewebe mit flüssiger Intercellularsubstanz.

Blut ausserhalb des Körpers gerinnt wenige Minuten nach Austritt aus den Gefässen, d. h. es erstarrt zu einer gallertigen Masse. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines Eiweisskörpers aus dem Plasma. Das ausgeschiedene Eiweiss, Fibrin, bildet eine faserige Masse, die die Blutkörperchen in ihre Maschen einschliesst. Das Gerinnsel schrumpft allmählich und presst dadurch eine klare, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Blutserum, aus sich aus. Das Gerinnsel mit den eingeschlossenen Körperchen heisst Blutkuchen. Blutplasma besteht aus Serum und dem fibrinbildenden Eiweiss. Serum ist Plasma ohne fibrinbildendes Eiweiss. Defibriniert heisst das Blut, aus dem das Fibrin durch Schlagen (z. B. mit einem Stabe) entfernt ist; das Fibrin bleibt dabei am Stabe hängen; das defibrinierte Blut besteht aus Körperchen und Serum.

Die Blutmenge beträgt beim Menschen rund 7,5% des Körpergewichts, d. s. beim erwachsenen Mann rund 5 Liter; hiervon sind 35 Volumprozent Blutkörperchen und 65 Volumprozent Plasma.

§ 1. Blutkörperchen.

1. Die roten Blutkörperchen

des Menschen sind weiche, elastische, bikonkave Scheibchen mit abgerundeten Rändern, von 7—8 μ Durchmesser, 1,6 μ Dicke, 72 μ^3 Volum und 128 μ^2 Oberfläche, die gelbgrün bei durchfallendem Licht in dünner Schicht, rot in dicker Schicht aussehen und 1,100 spez. Gewicht haben; sie sind schwerer als das Plasma, daher sinken sie im stehenden Blute zu Boden.

Der Mensch und die meisten Säugetiere haben runde, kernlose rote Blutkörperchen, Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische haben ovale, kernhaltige rote Blutkörperchen.

1 mm³ Blut enthält beim Manne etwa 5, bei der Frau 4,5 Millionen rote Blutkörperchen, deren Oberfläche 640, resp. 576 mm² beträgt. Durch die grosse Oberfläche der Blutkörperchen wird die Sauerstoffaufnahme und -abgabe bei der Lungen- und Gewebsatmung begünstigt. Die Zahl der Blutkörperchen wird bestimmt, indem man sie in einem genau abgemessenen, um einen bekannten Betrag verdünnten Blutquantum unter dem Mikroskop in einer besonders konstruierten Zählkammer zählt.

Die Zahl der roten Blutkörperchen ist bei Bewohnern des Hochgebirges grösser als bei Bewohnern des Tieflandes.

Die roten Blutkörperchen bestehen aus 65% Wasser und 35% Trockensubstanzen; von den letzteren ist die wichtigste:

Der rote Blutfarbstoff, **Hämoglobin,** bildet 87—95% der Trockensubstanz der Blutkörperchen (11—15% des Blutes); er ist in das Stützgerüst der Blutkörperchen, das Stroma, eingelagert.

Das in den Blutkörperchen befindliche Hämoglobin löst sich in der Blutflüssigkeit nach Zusatz von Wasser, Aether, Chloroform, Galle zum Blut, ferner bei der Fäulnis, nach Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes, nach Durchleitung von starken elektrischen Schlägen. Blut, dessen Blutfarbstoff gelöst ist, sieht durchsichtig (lackfarben) aus.

Die Ursache des Hämoglobinaustritts nach Wasserzusatz liegt in der Störung des osmotischen Gleichgewichts zwischen den Körperchen und der umspülenden Flüssigkeit: die Körperchen quellen unter Wasseraufnahme und gehen dadurch zu Grunde. Hämoglobin tritt auch aus den Blutkörperchen aus, wenn dieselben in das Blutserum einer anderen Tierart gebracht werden. Da solches Serum alle physikalischen Eigenschaften hat, die das Bestehen der Blutkörperchen in ihm ermöglichen, so muss die Ursache des Hämoglobinaustritts in chemischen Verschiedenheiten verschiedener Blutserumarten bestehen. Diese Verschiedenheiten liegen in den Eiweisskörpern. Eiweiss einer Serumart wirkt auf die Körperchen einer anderen Tierart wie ein Gift (globulicide Wirkung des Serums).

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird kolorimetrisch bestimmt, indem man ein abgemessenes Blutquantum mit Wasser so verdünnt, dass die Lösung gleiche Färbkraft besitzt, wie eine Hämoglobinlösung von bekanntem Gehalt, und dann aus der Verdünnung die Hämoglobinmenge berechnet.

Die chemischen Eigenschaften des Hämoglobins siehe S. 27.

Die physiologische Bedeutung des Hämoglobins besteht darin, dass es vermöge seiner Fähigkeit, sich mit Sauerstoff zu Oxyhämoglobin locker zu verbinden, als Sauerstoffträger dient (siehe S. 28 u. 49).

Das Stroma der roten Blutkörperchen, das nach dem Austritt des Blutfarbstoffs zurückbleibt, besteht aus Eiweiss, Fett, Lecithin, Cholesterin. Ausserdem enthalten die roten Blutkörperchen Salze (besonders Kaliumchlorid und Kaliumphosphat).

Die roten Blutkörperchen zerfallen im Körper fortwährend in grosser Zahl. Ort des Zerfalls sind Leber und Milz. Ersatz des Verlustes durch Neubildung findet im roten Knochenmark statt (beim Embryo auch in der Leber und Milz) aus kernhaltigen gefärbten Blutzellen, den Hämatoblasten. Aus den Hämatoblasten gehen die roten Blutkörperchen durch indirekte Teilung hervor; anfangs besitzen sie noch einen Kern, später verschwindet derselbe.

2. Die weissen Blutkörperchen,

auch Leukocyten oder Lymphkörperchen genannt, sind meist etwas grösser als die roten; sie sind farblose, ein- oder mehrkernige Zellen, die ihre Gestalt wie Amöben verändern und durch Ausstrecken und Einziehen von Protoplasmafortsätzen wandern können. In Ruhe sind sie kugelig.

Man kennt mehrere Arten von Leukocyten, die sich voneinander durch ihre Grösse und durch Beschaffenheit von Kern und Protoplasma unterscheiden:

1. Kleine, protoplasmaarme, einkernige Zellen von 4—7 μ Durchmesser, spärlich vorhanden.
2. Grössere, protoplasmareiche Zellen von 7—10 μ Durchmesser, mit einem oder mehreren Kernen (grosse mononucleäre und polynucleäre Zellen), bilden die Hauptmenge der Leukocyten.
3. Granuläre Zellen von 8—14 μ Durchmesser, die in ihrem Protoplasma viele Granulationen haben; die Granulationen sind färbbar, aber bei verschiedenen Zellen in verschiedener Weise. Man unterscheidet dementsprechend oxyphile (eosinophile), basophile und neutrophile Zellen, je nachdem sich die Granulationen mit sauren, basischen oder neutralen Farbstoffen färben lassen.

Die Zahl der Leukocyten beträgt rund 10000 in 1 mm^3 Blut (1 weisses auf 500 rote), unterliegt aber erheblichen Schwankungen.

Die Leukocyten enthalten ausser Wasser hauptsächlich Eiweiss (vorwiegend Nucleïne und Nucleoalbumine) und in geringer Menge Lecithin, Cholesterin und Salze.

Die weissen Blutkörperchen sind im stande, durch die Stomata der Kapillarwände hindurch in die Gewebe zu wandern, daher heissen sie auch Wanderzellen. Ihre physiologische Bedeutung

liegt darin, dass sie den Transport mancher ungelösten Substanzen (Fett, Pigment) vermitteln und fremde Körper (z. B. Bakterien) zerstören und entfernen. Sie treten in besonders grossen Mengen da aus den Gefässen aus, wo in den Geweben entzündungerregende fremde Stoffe sind, und bilden hier durch massenhaften Austritt den Eiter. Sie werden zu ihrer Thätigkeit angeregt durch chemische Einwirkungen.

Die weissen Blutkörperchen entstehen in den Lymphdrüsen und der Milz (siehe Kapitel VI).

Ausser den roten und weissen Blutkörperchen sind noch andere geformte Bestandteile im Blute zu finden, nämlich:

Blutplättchen, d. s. farblose stark lichtbrechende Scheibchen mit zackigen Rändern, von 3—4mal kleinerem Durchmesser, als die roten Blutkörperchen. Sie sind offenbar Kernrudimente von zerfallenen Leukocyten.

Elementarkörnchen, d. s. Fettkörnchen, die durch den Chylus in das Blut kommen.

§ 2. **Blutplasma.**

Blutplasma kann rein erhalten werden, wenn man ungeronnenes Blut bei niedriger Temperatur (gegen 0° C.) stehen lässt. Die Gerinnung wird dadurch verhindert, die Körperchen senken sich, das Plasma steht als klare Flüssigkeit über den Körperchen.

Das Plasma ist eine gelbliche, alkalisch reagierende Flüssigkeit vom spez. Gewicht 1,03; es enthält 9% Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiss (7—8%):

a) Serumalbumine (3—5%).

Die Albumine unterscheiden sich voneinander durch ihr spezifisches Drehungsvermögen, ihre Koagulationstemperatur und, sofern sie krystallisierbar sind (wie im Pferdeserum), durch die Krystallform.

b) Serumglobulin (3—4%).

Der Gehalt des Plasma an Albumin und Globulin unterliegt erheblichen Schwankungen. Im allgemeinen überwiegen die Albumine im Blute des gut ernährten, das Globulin in dem des hungernden Körpers.

c) Fibrinogen (0,1—0,3%).

Fibrinogen ist ein globulinartiger Eiweissstoff, aus dem bei der Gerinnung das Fibrin entsteht. Die Menge des Fibrins ist gering (0,1—0,3%), sein Volum erscheint aber gross, weil es gequollen ist. Die Fibrinbildung beruht wahrscheinlich auf der Spaltung des Fibrinogens in das unlösliche Fibrin und in einen nicht genau definierten, löslichen Eiweisskörper. Die Gerinnung wird bewirkt durch ein ungeformtes Ferment, das Thrombin; dieses Ferment ist im Blute innerhalb der gesunden Gefässwand nicht vor-

handen, es entsteht erst beim Austritt des Blutes aus den Gefässen, und zwar durch Zerfall von weissen Blutkörperchen, besonders der polynucleären.

Defibriniertes Blutplasma heisst Blutserum.

Solange das Blut innerhalb der gesunden Gefässwand ist, gerinnt es nicht. Die Gerinnung des Blutes wird gehemmt durch Abkühlen, durch Zusatz gesättigter Salzlösungen, z. B. Magnesiumsulfatlösung und durch Zusatz von oxalsaueren, fluorwasserstoffsaueren und fettsaueren Salzen. Lösliche Kalksalze scheinen die Bildung des Gerinnungsferments zu befördern. Die Gerinnungsfähigkeit des Blutes kann auch aufgehoben werden durch intravaskuläre Injektion von Proteosen oder von Blutegelextrakt.

Die Gerinnung hat den Zweck, Blutungen aus verletzten Gefässen zu stillen, indem das Gerinnsel die Oeffnung der Gefässe verstopft. Bei der Bluterkrankheit gerinnt das Blut nicht, daher treten hier leicht lebensgefährliche Blutungen auf.

2. Aetherextraktivstoffe: Fette, Cholesterin, Cholesterinfettsäureester, Lecithin (etwa 0,5 %).

3. Kohlehydrate, und zwar Traubenzucker (0,1—0,2 %). In Form des Traubenzuckers werden die Kohlehydrate durch das Blut im Körper von einem Orte zum anderen transportiert.

4. Endprodukte des Stoffwechsels (Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Xanthin, Milchsäure und andere) in kleinen Mengen.

5. Salze (0,8 %), hauptsächlich Kochsalz (0,6 %) und neutrales und saures Natriumkarbonat, in geringerer Menge saures Calciumkarbonat, Magnesiumsulfat.

Alexine und Antitoxine sind eiweissartige Stoffe des Plasma, resp. Serum, welche den Körper vor Infektionskrankheiten schützen. Die Alexine haben baktericide Wirkung, d. h. sie hemmen krankheiterregende Mikroorganismen in ihrer Wirkung oder töten sie; die Antitoxine dagegen wirken dadurch, dass sie giftige Stoffwechselprodukte (Toxine) der Mikroorganismen unschädlich machen. Die Alexine bedingen auch die globulicide Wirkung des Blutserums (siehe S. 45).

Kapitel III. **Blutgase und Chemie der Atmung.**

§ 1. **Blutgase.**

Zur Blutgasanalyse bringt man das körperwarme Blut in einen luftleeren Raum; die Gase entweichen dann in den luftleeren Raum, können danach aufgefangen und analysiert werden. Zur Erzeugung des Vakuums bei der Blutgasanalyse bedient man sich der Quecksilberluftpumpe.

An Gasen enthält das Blut Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff.

Der **Sauerstoff** ist nur zu einem sehr geringen Teil physikalisch gelöst, dagegen grösstenteils chemisch gebunden an das Hämoglobin zu Oxyhämoglobin. Der Sauerstoff muss im Blute chemisch gebunden sein, weil der Sauerstoffgehalt des Blutes nicht proportional dem über dem Blute lastenden Partiardruck[1]) des Sauerstoffes ist, was bei physikalischer Lösung der Fall sein müsste.

Das Oxyhämoglobin ist eine leicht dissociierbare Verbindung, die bei der Dissociation ihren Sauerstoff abgibt.

Bei einer dissociierbaren Verbindung, bei der durch die Dissociation ein gasförmiger Bestandteil entsteht, ist der Dissociationsgrad abhängig von der Temperatur und dem Druck des Gases. Im Vakuum wird körperwarmes Oxyhämoglobin vollständig dissociiert (nicht aber bei 0°); im übrigen wächst der Gehalt einer Hämoglobinlösung an chemisch gebundenem Sauerstoff mit dem Partiardruck des Sauerstoffs, aber nicht proportional wie bei einfacher Absorption des Sauerstoffs durch die Lösung.

Die **Kohlensäure** des Blutes ist auch nur zu einem geringen Teil physikalisch gelöst, grösstenteils leicht dissociierbar chemisch gebunden an die Alkalien des Blutplasma (hauptsächlich zu Natriumbikarbonat, in geringer Menge auch zu sauerem Calciumkarbonat). Das Gesamtblut enthält übrigens mehr Kohlensäure, als der entsprechende Anteil des Plasma, die Blutkörperchen enthalten daher auch Kohlensäure und zwar in leicht dissociierbarer Form gebunden, wahrscheinlich an Hämoglobin oder an Alkaliphosphate.

Im Vakuum entweicht die Kohlensäure des Blutes nicht nur aus den saueren, sondern auch aus den neutralen Karbonaten, weil im Blute Substanzen von schwach saurem Charakter sind, die die Kohlensäure aus ihren Verbindungen mit dem Alkali austreiben. Solche Substanzen sind die Serumeiweissstoffe und das Hämoglobin.

Der Stickstoff ist im Blute nur physikalisch gelöst.

Der Gehalt des Blutes an Gasen ist:

	a) Arterielles Blut:	b) Venöses Blut:
Sauerstoff . . .	19,2 Volumprozent	11,9 Volumprozent
Kohlensäure . .	39,5 „	45,3 „
Stickstoff . . .	2,7 „	2,7 „

Die Gasvolumina sind für 0° C. Temperatur und 760 mm Hg Druck angegeben. Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes entspricht noch nicht dem grösstmöglichen, durch lebhafte künstliche Respiration kann er auf etwa 23 % steigen. Der Kohlensäuregehalt des venösen Blutes beträgt noch nicht die Hälfte des grösstmöglichen.

[1]) In einem Gasgemenge ist der Partiardruck eines der Gase der Anteil am Gesamtdruck, den das betreffende Gas für sich allein ausübt.

Das arterielle Blut ist hellrot, das venöse dunkelrot.

Die verschiedene Färbung des arteriellen und venösen Blutes ist durch den verschiedenen Sauerstoffgehalt bedingt. Auch künstlich lässt sich arterielles Blut durch Sauerstoffentziehung (Schütteln mit sauerstofffreien Gasen) dunkelrot machen, venöses durch Schütteln mit Sauerstoff hellrot.
Bei der Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse nimmt infolge der Kohlensäureaufnahme die Konzentration und Alkalescenz des Plasma zu, weil die roten Blutkörperchen durch Wasseraufnahme aus dem Plasma quellen, und weil durch die Massenwirkung der Kohlensäure aus dem Kochsalz Salzsäure frei gemacht wird, die in die Blutkörperchen übergeht, während Alkalikarbonat zurückbleibt. Bei der Arterialisierung findet der umgekehrte Vorgang statt.

Das venöse Blut findet sich in den Venen (ausser Lungenvenen), dem rechten Herzen und der Lungenarterie, das arterielle Blut in den Arterien (ausser Lungenarterie), dem linken Herzen und den Lungenvenen. Die Umwandlung des venösen Blutes in das arterielle geschieht also durch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe in den Lungen: Lungenatmung. Die Umwandlung des arteriellen Blutes in das venöse geschieht durch Sauerstoffabgabe und Kohlensäureaufnahme in den Geweben: Gewebsatmung.

§ 2. Die Lungenatmung.

Der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft beruht auf Gasdiffusion durch die Alveolen- und Kapillarwände hindurch. Die Gasdiffusion erfolgt von den Orten höheren Gasdrucks zu den Orten niedrigeren Drucks.

Die Ein- und Ausatmungsluft enthält an Gasen:

	a) Inspirationsluft	b) Exspirationsluft
Stickstoff	79 Volumprozent	80 Volumprozent
Sauerstoff	21 „	16 „
Kohlensäure . . .	0,04 „	4,0 „

Der Zusammensetzung entsprechend beträgt bei 760 mm Hg Barometerstand:

	a) in der Inspirationsluft	b) in der Exspirationsluft
der Sauerstoffdruck	152 mm Hg	122 mm Hg
der Kohlensäuredruck	0,3 „ „	30 „ „

Der Druck oder die Spannung der Blutgase wird angegeben durch den Partiardruck der Gase im Raum über dem Blute, der nötig ist, um den Gasgehalt des Blutes konstant zu halten. Es beträgt:

	a) im arteriellen Blut	b) im venösen Blut
der Sauerstoffdruck	29,6 mm Hg	21,0 mm Hg
der Kohlensäuredruck	22,0 „ „	41,0 „ „

Es ist also in der Inspirationsluft der Sauerstoffdruck grösser, der Kohlensäuredruck kleiner, als im venösen Blut. Deshalb diffundiert Sauerstoff aus der Inspirationsluft in das venöse Blut, Kohlensäure aus dem Blute in die Lungenluft.

Nach Angabe einiger Autoren soll das Lungenparenchym sich auch aktiv an der Abgabe der Kohlensäure beteiligen (wie die Drüsenzellen an der Sekretion).

Der niedrigste Barometerstand, bei dem die Atmung des ruhenden Körpers noch ungestört erfolgen kann, beträgt etwa 350 mm Quecksilbersäule.

Der ins Blut aufgenommene Sauerstoff begünstigt die Kohlensäureabgabe, weil er die Kohlensäurespannung erhöht. Das beruht darauf, dass das Oxyhämoglobin stärker sauren Charakter hat, als das reduzierte Hämoglobin.

Der erwachsene Mensch atmet in 24 Stunden etwa 700 g oder 500 Liter Sauerstoff ein, 900 g oder 450 Liter Kohlensäure aus.

Das Verhältnis des exspirierten Kohlensäurevolums zum inspirierten Sauerstoffvolum heisst der **respiratorische Quotient**; über seine Grösse unter verschiedenen Bedingungen siehe Kapitel XII.

Ausser durch die Lungen wird auch durch die Haut Kohlensäuregas in geringen Mengen ausgeschieden (insensible Perspiration 8,4 g täglich).

§ 3. Die Gewebsatmung

besteht darin, dass vom Blut Sauerstoff an die Gewebe abgegeben, Kohlensäure aus denselben aufgenommen wird. Die Sauerstoffabgabe erfolgt, weil der Sauerstoffdruck im Blute grösser ist, als in den Geweben, wo er wegen des fortwährenden Sauerstoffverbrauchs gleich 0 ist. Die Kohlensäure, die bei den Verbrennungen in den Geweben entsteht, häuft sich dort so an, dass ihr Druck grösser ist, als der des arteriellen Blutes, und sie daher ins Blut übergehen muss.

Die physiologischen Verbrennungen, bei denen der Sauerstoff des Blutes verbraucht und die Kohlensäure gebildet wird, finden nicht in dem Blute selbst statt, sondern in den Geweben aus folgenden Gründen:

1. Die Grösse der physiologischen Verbrennungen ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig vom Blutgehalt des Körpers. Warmblüter zeigen nach erheblichen Aderlässen keine Veränderung der Grösse der Sauerstoffzehrung und Kohlensäurebildung, und bei Kaltblütern (Frosch) können sogar die physiologischen Verbrennungen weiter vor sich gehen, wenn

alles Blut entzogen und verdrängt ist durch physiologische Kochsalzlösung, die man in das Gefässsystem eingespritzt hat.

2. Würden die Verbrennungsprozesse, auf denen die Kontraktion und die Leistungen der thätigen Muskeln beruhen, in dem Kapillarblut der Muskeln stattfinden, so würde die Muskelfaser ihre Arbeit leisten, indem sie die Wärme, die ihr aus dem Blute zugeführt werden würde, in mechanische Arbeit verwandelte. Durch Erwärmen der Muskelfasern kann man aber nicht so kräftige Kontraktionen erzielen, wie bei der physiologischen Erregung, falls man nicht Temperaturen anwendet, die das Leben der Muskelfasern vernichten (siehe Kapitel XIV). Ueberdies lassen sich Muskeln, aus deren Gefässen das Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült ist, ja sogar isolierte Muskelfasern durch Erregung zur Kontraktion bringen.

Kapitel IV. **Blutbewegung.**

§ 1. **Einleitung.**

1. Damit das Blut den Stoffverkehr zwischen den Organen des Körpers vermitteln kann, muss es in dem Gefässsystem bewegt werden.

2. Das Blut strömt aus der linken Herzkammer durch Aorta und Körperarterien zu den Kapillaren, von da durch die Venen und den rechten Vorhof zur rechten Herzkammer, und dann durch Lungenarterien, -kapillaren und -venen zum linken Vorhof und zur linken Herzkammer zurück. (Harvey, 1628.)

Die Vena portae, die aus den Kapillaren der Baucheingeweide hervorgeht, verzweigt sich in der Leber nochmals in Kapillaren, die dann in die Lebervenen übergehen.

3. Ursache der Blutbewegung ist die Verschiedenheit des Blutdrucks in verschiedenen Gefässbezirken. Das Blut wird von den Orten höheren Drucks zu den Orten niedrigeren Drucks getrieben.

4. Die Druckunterschiede werden geschaffen durch die rhythmisch sich kontrahierenden Herzkammern, die einerseits bei ihrer Kontraktion (Systole) ihren Inhalt in die Aorta und Lungenarterie entleeren und dort den Druck vergrössern, anderseits bei ihrer Erschlaffung (Diastole) Blut aus den Vorhöfen und Venen in sich aufnehmen.

5. Die Klappenventile des Herzens verhindern den Rücktritt des Blutes aus den Herzkammern in die Venen und aus den Arterien in die Kammern und bedingen so die Strömung des Blutes in nur einer Richtung.

§ 2. Herz.

1. Bau des Herzens.

Das Herz ist ein hohler Muskel, dessen Höhlung durch eine Scheidewand in eine linke und eine rechte Höhle geteilt wird. Jede Höhle besteht aus dem dünnwandigen Vorhof (Atrium) und der dickwandigen Kammer (Ventrikel). Die Muskelfasern umgeben die Hohlräume in verschiedener Richtung, teils mehr weniger schräg longitudinal und in Achtertouren, teils zirkulär gerichtet. Die Wand des linken Ventrikels ist entsprechend seinen grösseren Leistungen dicker, als die des rechten.

An der Grenze der Vorhöfe und Kammern sind innen befestigt die Atrioventrikularklappen, d. s. rechts drei (tricuspidalis), links zwei (bicuspidalis) in die Ventrikel hineinragende Membranen, an deren freiem Rande die Chordae tendineae befestigt sind, die durch die Musculi papillares mit der Ventrikelwand zusammenhängen.

An der Grenze zwischen Kammer und Aorta resp. Lungenarterie befinden sich je drei taschenförmige Semilunarklappen; die Oeffnung der Taschen sieht nach den Arterien hin.

2. Eigenschaften des Herzmuskels.

Zur Untersuchung der physiologischen Eigenschaften des Herzmuskels eignet sich besonders die abgetrennte Herzspitze des Frosches, weil diese frei von Ganglienzellen ist.

Die Muskelfasern des Herzens sind quergestreift, unterscheiden sich aber von den quergestreiften Skelettmuskeln durch

a) ihren Bau: Die Herzmuskelfasern sind verzweigt, und die Zweige verschiedener Fasern sind miteinander verwachsen;

b) ihre Funktion:

α) Ein Reiz ruft, sofern er überhaupt wirksam ist, immer eine maximale Zuckung des Herzmuskels hervor, während der Skelettmuskel untermaximale Zuckungen bei schwacher Reizung liefert.

β) Der Herzmuskel ist nur unter gewissen abnormen Bedingungen tetanisierbar. Reizt man den Herzmuskel dauernd, z. B. durch einen konstanten Strom, oder durch tetanisierende Induktionsströme, so tritt gewöhnlich nicht, wie beim Skelettmuskel, eine Dauerkontraktion auf, sondern der Herzmuskel vollführt dann rhythmisch einzelne Zuckungen, die höchstens zu einem unvollkommenen Tetanus (unregelmässigem Wühlen und Wogen des Muskels) verschmelzen.

γ) Der Herzmuskel ist während seiner Kontraktion vom Beginn bis zum Maximum der Verkürzung unerregbar (refraktär), d. h. ein Reiz, der ihn in diesem Stadium trifft, ist wirkungslos. Im Stadium der Erschlaffung ist der Herzmuskel wieder erregbar; trifft ihn in diesem Stadium ein Reiz, so entsteht eine neue Kontraktion, die um so grösser ist, je später die Reizung erfolgt.

Wenn bei einem selbständig rhythmisch schlagenden Herzen durch künstliche Reizung während der Diastole eine solche „Extrakontraktion“

erzeugt wird, so ist die auf die Extrakontraktion folgende Pause bis zum Beginn der nächsten selbständigen Kontraktion länger als die gewöhnliche Pause zwischen zwei selbständigen Kontraktionen. Die verlängerte Pause wird kompensatorische Pause genannt.

Die physiologischen Kontraktionen des Herzmuskels sind einzelne Zuckungen, die aufeinander in bestimmtem Rhythmus folgen. Systole nennt man den Vorgang der Zusammenziehung, Diastole den darauf folgenden Vorgang der Erschlaffung des Herzmuskels.

Die Kontraktion des Herzens beginnt an der Einmündungsstelle der Venen in den Vorhof und geht von da zunächst auf die Vorhofwand, dann auf die Ventrikelwand über. Vom Beginn einer Herzkontraktion bis zur nächstfolgenden vergeht eine Zeit von 0,86 Sek.; davon entfallen:

1. 0,16 Sek. auf die Vorhofkontraktion, während der die Kammern noch in Ruhe sind.

2. 0,3 Sek. auf die Kammerkontraktion, während der die Vorhöfe wieder erschlafft sind.

3. 0,4 Sek. auf die Pause, in der sowohl die Kammern als auch noch die Vorhöfe in Ruhe sind.

Die Zahl der Herzkontraktionen in einer Minute beträgt beim Erwachsenen im Mittel 70, bei Kindern mehr, im ersten Lebensjahr 134; sie wird vergrössert durch Temperaturerhöhung (Fieber), Muskelanstrengung, nach Nahrungsaufnahme und hängt auch von Gemütsbewegungen ab.

Die Kontraktion der Ventrikel- resp. Vorhofwand erfolgt nicht an allen Punkten gleichzeitig, sondern breitet sich im Herzmuskel aus, wie die Kontraktionswelle in der Faser des Skelettmuskels. Bewiesen wird dies durch die Thatsache, dass die elektrischen Phänomene der Erregung des Herzmuskels nicht an allen Punkten gleichzeitig auftreten, so dass es gelingt, Aktionsströme des Herzens, gerade so wie beim quergestreiften Skelettmuskel nachzuweisen (siehe Kapitel XIV). Aus den Ergebnissen der elektrischen Phänomene ist zugleich zu schliessen, dass die Herzkontraktion einer Zuckung und nicht einem kurzen Tetanus entspricht.

Der physiologische Reiz, der das Herz zu rhythmischer Thätigkeit anregt, liegt in ihm selbst, denn das Herz schlägt sogar noch einige Zeit weiter, wenn es aus dem Körper ausgeschnitten wird. Ueber die Natur dieses Reizes ist aber nichts bekannt.

Wahrscheinlich wird der Herzmuskel direkt durch den normalen Reiz erregt und nicht indirekt durch Vermittlung der Ganglienzellen und Nervenfasern, die in der Herzwand liegen.

Beim Säugetierherzen liegen Ganglienzellenhaufen in der Atrioventrikulargrenze, in der Vorhofscheidewand und nahe der Einmündung der oberen Hohlvenen in den Vorhof; ihre Funktion ist nicht bekannt.

Das embryonale Herz hat keine Ganglienzellen und schlägt doch rhythmisch; hier liegt die Ursache der rhythmischen Thätigkeit also sicher im Muskel selbst.

Ueber den Einfluss des Zentralnervensystems auf das Herz siehe S. 62.

3. Blutbewegung im Herzen.

a) In der Kammer:

Durch die Kammersystole werden die Hohlräume der Kammern verkleinert, das darin befindliche Blut wird ausgepresst in die Aorta und die Pulmonalarterie. Ganz entleeren sich die Kammern bei der Systole nicht, da auch bei stärkster Kontraktion die Herzhöhlen nicht vollständig verschwinden.

Die Atrioventrikularklappen, welche während der Ventrikelruhe im Blute flottieren, werden durch die Kammersystole geschlossen, so dass das Blut nicht in die Vorhöfe zurückfliessen kann. Wird nämlich durch die Systole der Druck in der Kammer erhöht, so staut sich das Blut hinter den Klappen und drückt sie mit ihren Flächen gegeneinander, so dass ein vollständiger Verschluss entsteht. Die Klappen stülpen sich nicht in den Vorhof um, weil sie durch die Papillarmuskeln, die sich mit der Ventrikelwand gleichzeitig kontrahieren, festgehalten werden.

Der Klappenschluss scheint so schnell auf den Beginn der Systole zu folgen, dass gar kein Blut in den Vorhof zurückfliessen kann.

Während der Kammerdiastole fliesst das Blut nicht aus den Arterien zurück, weil es sich in den Taschen der Semilunarklappen staut und dadurch diese mit ihren Flächen aneinanderdrückt und schliesst. Der Druck in der Kammer wird nach der Diastole geringer als im Vorhof, so dass jetzt das Blut aus dem Vorhof in die Kammer strömt, nachdem es die Atrioventrikularklappen geöffnet hat.

b) In den Vorhöfen:

Die Kontraktion der Vorhöfe dient hauptsächlich dazu, die Strömung in den grossen Venen gleichmässig zu gestalten. Während der Kammersystole, wo kein Blut aus dem Vorhof in die Kammer treten kann, ergiesst sich das Blut aus den Venen in den sich erweiternden Vorhof ohne Stauung weiter. Wenn das Blut dann während der Kammerruhe in den Ventrikel strömt, passt sich der Vorhof der Verminderung seines Inhaltes durch Verengerung seines Lumens an.

4. Der Druck im Herzen.

Zur Bestimmung des Drucks bei Tieren schiebt man lange Kanülen entweder von einer grossen Halsvene aus bis in den rechten Vorhof, resp. Ventrikel, oder von der Carotis aus bis in die linke Kammer vor, und verbindet die Kanüle aussen mit einer druckmessenden Vorrichtung (Quecksilber- oder Federmanometer). Als Mass des Drucks wird dessen Ueberschuss über den Atmosphärendruck in Millimetern Quecksilber angegeben.

In den Kammern steigt der Druck während der Systole erst steil, dann langsamer an, und zwar links auf etwa 200, rechts auf 60 mm Hg. In der Diastole sinkt er dann schnell und wird sogar einige mm Hg negativ; hierauf steigt er ein wenig, schon ehe die folgende Systole beginnt, entsprechend der Anfüllung des erschlafften Ventrikels mit Blut.

Anspannungs- oder Verschlusszeit heisst die Zeit vom Beginn der Kammersystole (resp. Schluss der Atrioventrikularklappen) bis zur Eröffnung der Semilunarklappen; sie beträgt 0,05—0,1 Sek. Man kann sie bei Tieren bestimmen dadurch, dass man den Druck in der linken Kammer und der Aorta gleichzeitig registriert, weil die Semilunarklappen in dem Moment sich öffnen, wo der Kammerdruck grösser als der Aortendruck wird. Beim Menschen hat man die Verschlusszeit aus dem Vergleich der Spitzenstoss- und Pulskurve ermittelt.

Austreibungszeit ist die Zeit von der Eröffnung bis zum darauf folgenden Schluss der Semilunarklappen, während der der Kammerdruck grösser als der Aortendruck ist; sie beträgt 0,18—0,20 Sek.

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen bedeutend kleiner, als in der Kammer; bei der Vorhofsystole steigt der Druck auf höchstens 20 mm Hg.

5. Die Herztöne

sind durch die Herzkontraktion bedingte Töne, die man hört, wenn man das Ohr auf die Brustwand auflegt.

Der erste Herzton entsteht bei der Ventrikelsystole, er ist dumpf, hält so lange an, wie die Systole und ist über dem Ventrikel am stärksten zu hören. Er beruht auf dem Muskelton (siehe Kapitel XIV), sowie auf Schwingungen der Atrioventrikularklappen, die durch die plötzliche systolische Anspannung hervorgebracht werden; der Muskelton ist auch am blutleeren Herzen zu hören.

Der zweite Herzton ist kurz, hell, am lautesten über der Aorta zu hören; er beruht auf Schwingungen der Semilunarklappen, die durch die plötzliche Anspannung der Klappen beim Schluss hervorgebracht werden.

6. Der Herzstoss

oder Spitzenstoss ist ein synchron der Herzkontraktion erfolgender Vorstoss einer Stelle im 4. oder 5. Intercostalraum links, etwa drei

Finger breit vom Brustbeinrand entfernt; er kommt hauptsächlich dadurch zu stande, dass der stark gespannte kontrahierte Herzmuskel an dieser Stelle die Weichteile des Intercostalraumes etwas vordrängt, während bei erschlafftem nachgiebigem Herzen diese Weichteile durch den äusseren Luftdruck etwas eingedrückt werden.

Andere Momente, die beim Entstehen des Herzstosses im Spiele sein sollen, sind: Die Aufrichtung der Herzspitze nach oben bei der Systole, der Rückstoss des Herzens nach vorn unten bei der systolischen Austreibung des Blutes nach hinten oben, die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme, an denen das Herz hängt, und die Aufwindung der spiraligen Drehung der Arterienstämme.

Setzt man auf die Stelle des Herzstosses eine Pelotte auf, die durch den Herzstoss bewegt wird und deren Bewegung übertragen wird auf einen Zeichenhebel, so zeichnet der Hebel eine Kurve, Kardiogramm genannt. Das Kardiogramm hat Aehnlichkeit mit der Druckkurve des Herzens, weil es im wesentlichen bedingt ist durch die Anspannung des Herzmuskels; beide Kurven sind aber nicht ganz identisch, weil das Kardiogramm in Wirklichkeit eine kombinierte Druck- und Volumkurve darstellt.

7. Arbeit des Herzens.

Die Arbeit, die das Herz bei einer Kontraktion leistet, ist gleich dem Produkt der bewegten Last und der Druckhöhe, auf die die Last gedrückt wird. Die bewegte Last ist das Gewicht des Blutvolums, das bei einer Systole aus dem Herzen ausgetrieben wird, oder des Schlagvolums; es beträgt etwa 66 cm^3, sein Gewicht rund 0,07 kg. Die Druckhöhe ist gleich dem Blutdruck in der Aorta, resp. Pulmonalarterie. In der Aorta ist der Druck etwa 150 mm Quecksilbersäule, d. s. rund 2 m Blutsäule, in der Pulmonalarterie etwa ein Drittel des Aortendrucks. In einer Systole leistet der linke Ventrikel daher eine Arbeit von 0,07 . 2, d. s. 0,14 Kilogrammmeter, der rechte 0,047. Im ganzen leistet das Herz in 24 Stunden rund 18000 Kilogrammmeter Arbeit.

Das Schlagvolum wird übrigens von manchen Autoren grösser angegeben (bis zu 180 cm^3), und dementsprechend auch die Arbeitsleistung.

Nicht eingerechnet ist hier die Arbeit, die das Herz dadurch leistet, dass es dem ausgetriebenen Blute eine gewisse Bewegungsgeschwindigkeit (rund 0,3 m Wegstrecke pro Sekunde), also lebendige Kraft erteilt. Diese Arbeit ist jedoch sehr klein gegenüber der Arbeit, die zur Ueberwindung des Blutdrucks geleistet werden muss; sie beträgt noch nicht 1 % der letzteren.

§ 3. Blutbewegung in den Gefässen.

1. Blutdruck in den Gefässen.

Der Blutdruck ist der in den Gefässen herrschende Flüssigkeitsdruck des Blutes auf die Gefässwand, der die Spannung der Gefässwand bewirkt.

Der Blutdruck wird an grösseren Gefässen von Tieren gemessen durch Einbinden von Kanülen in die Gefässe, die man dann mit einem registrierenden Manometer verbindet. Beim Menschen kann auch ohne operativen Eingriff der Blutdruck in manchen Gefässen bestimmt werden; er ist gleich dem Druck, der nötig ist, um das betreffende Gefäss eben zusammenzudrücken. Bei Arterien wird die Kompression daran erkannt, dass der Puls peripher von der gedrückten Stelle verschwindet. In Kapillaren bestimmt man den Druck, indem man ein Glasplättchen auf eine durch Kapillaren gerötete Hautstelle drückt, bis die Hautstelle unter dem Glase gerade blass wird.

Der Blutdruck ist in verschiedenen Gefässbezirken verschieden gross. Die Druckdifferenzen werden durch die Herzthätigkeit geschaffen; sie sind die Ursache der Blutbewegung. Jedes Blutteilchen wird getrieben von dem Orte höheren Drucks zu dem Orte niedrigeren Drucks.

Der Blutdruck nimmt auf dem Wege von der Aorta, resp. Pulmonalarterie durch die Arterien, Kapillaren, Venen bis zum Herzen stetig ab. Das Blut muss daher in dieser Richtung fliessen. Durch die Blutbewegung wird indes in der Norm die Druckdifferenz niemals ganz beseitigt, weil vor vollendetem Ausgleich die Druckdifferenz durch die nächste Kammersystole wieder verstärkt wird.

In der Aorta schwankt der Blutdruck um einen Mittelwert von etwa 150 mm Hg, in den grösseren Arterien um 110—120 mm, in den Kapillaren beträgt er 24—54 mm, in den Venen nur wenige Millimeter; ja in den grossen Venen im Thorax und in der Nähe des Thorax kann er sogar einige Millimeter negativ werden, d. h. kleiner als der Atmosphärendruck, so dass beim Anschneiden dieser Gefässe kein Blut aus den Gefässen ausfliesst, sondern Luft in die Gefässe eindringt. Die Ursache des negativen Drucks in den Venen ist in dem negativen Druck zu suchen, der im Thoraxraum herrscht und der durch die Inspiration verstärkt wird (siehe Kapitel V).

In der Lungenarterie beträgt der Blutdruck etwa 50 mm Hg.

Der Blutdruck in den Arterien zeigt periodische Schwankungen, die durch die Herzthätigkeit bewirkt sind und die man **Puls** nennt. Jedesmal nämlich, wenn durch die Kammersystole Blut plötzlich in die Aorta und Pulmonalarterie gepresst wird, entsteht dort eine

plötzliche Zunahme, danach infolge des Ausströmens des Blutes nach den Kapillaren hin eine langsamere Abnahme des Drucks. Diese periodische Druckschwankung pflanzt sich als **Welle** durch das ganze arterielle System fort.

Die pulsatorischen Druckschwankungen sind am grössten in der Aorta, wo sie die Hälfte des mittleren Drucks betragen können; sie werden kleiner in den peripherwärts gelegenen Arterien. In den Kapillaren und Venen ist der Puls normalerweise nicht mehr zu erkennen.

Die Geschwindigkeit der Fortleitung der Pulswelle (nicht zu verwechseln mit der Blutbewegungsgeschwindigkeit) kann bestimmt werden, wenn man die Zeit bestimmt, die vom Beginn des Spitzenstosses bis zum Auftreten des Pulses in einer peripheren Arterie vergeht. Sie beträgt etwa 6 m in 1 Sek.; sie hängt ab von Spannung und Elastizität der Arterienwand.

Die Länge der Pulswelle beträgt etwa 1,5 m.

Setzt man auf eine Arterie einen Fühlhebel auf, der durch die pulsierende Arterie bewegt wird und dessen Bewegungen in irgend einer Weise auf einen die Bewegung vergrössernden Schreibhebel übertragen werden, so zeichnet der Schreibhebel eine Kurve, Pulskurve oder Sphygmogramm, die genauere Auskunft über den Verlauf des Pulses gibt. Apparate zur Aufzeichnung des Pulses heissen Sphygmographen.



Fig. 1. Pulskurve der Arteria radialis.

Die Pulskurve (Fig. 1) steigt erst steil an und sinkt dann langsamer zur Abscissenachse zurück. Im absteigenden Schenkel kommt regelmässig eine kleine Erhebung vor, die **Dikrotismus** heisst; sie ist noch nicht hinreichend erklärt. Oft zeigen sich im absteigenden Schenkel noch einige kleinere Zäckchen, die durch Reflexionen der Pulswelle an verschiedenen Stellen des arteriellen Systems bedingt sein sollen.

Der Blutdruck zeigt ferner periodische Schwankungen, die synchron den Atembewegungen sind; er sinkt bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Dies ist hauptsächlich dadurch bedingt, dass bei der Inspiration der Druck im Thoraxinneren, mithin auch in den im Thorax gelegenen Gefässen sinkt, bei der Exspiration steigt. Bei der Inspiration füllen sich die Gefässe in der Brusthöhle daher mehr mit Blut, als bei der Exspiration.

Im übrigen hängen die Grösse des Blutdrucks und seine pulsatorischen Schwankungen ab von dem Füllungszustand des Gefässsystems, von der Stärke des Tonus der Gefässwandmuskulatur und von der Zahl und Stärke der Herzkontraktionen.

2. Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Das Blut strömt in den Arterien, entsprechend dem stossweisen Eintreten des Blutes in die Aorta, mit periodisch beschleunigter Geschwindigkeit, in den Kapillaren und Venen dagegen gleichmässig. Der Uebergang der stossweisen Bewegung des Blutes der Arterien in die gleichmässige Bewegung in den Kapillaren ist bedingt durch die Dehnbarkeit und Elastizität der Arterienwände. In Gefässen mit starrer Wand müsste jede Systole die ganze Blutsäule vor dem aus dem Herzen ausgepressten Blute herschieben. In Gefässen mit dehnbarer, elastischer Wand wird die Triebkraft der Systole nicht sofort und unmittelbar in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern erst in verstärkte Spannung der elastischen Wand, und die so aufgespeicherte Triebkraft setzt sich dann allmählich in Strömungsarbeit um. Dadurch wird der Strom zu einem kontinuierlichen.

Die Umsetzung der stossweisen Bewegung in eine kontinuierliche geschieht also nach demselben Prinzipe, nach dem durch die komprimierte Luft im Windkessel der Feuerspritze das periodisch in die Spritze eintretende Wasser in kontinuierlichem Strahle ausgepresst wird.

Die mittlere Strömungsgeschwindigkeit nimmt auf dem Wege von den Arterien zu den Kapillaren ab, von den Kapillaren zu den Venen wieder zu. In grossen Arterien beträgt sie 200—400 mm in 1 Sek.; in den Kapillaren 0,6—0,8 mm, in den grossen Venen ist sie nur wenig geringer, als in den Arterien.

Ursache dieser Unterschiede ist die verschiedene Grösse des Gesamtquerschnitts der einzelnen Gefässbezirke. Durch jeden Gesamtquerschnitt des Gefässsystems müssen in gleichen Zeiten gleiche Flüssigkeitsmengen gehen, damit der Strom stationär ist und das Blut sich nicht an einer Stelle staut. Nun ist der Querschnitt der Aorta und der der grossen Venen viel kleiner, als der Gesamtquerschnitt sämtlicher Kapillaren. Da die Geschwindigkeit gleich dem in einer Sekunde durchgeflossenen Volum dividiert durch den Querschnitt ist, so ergibt sich, dass die Geschwindigkeit in den Arterien und Venen grösser sein muss, als in den Kapillaren.

Man bestimmt die Geschwindigkeit in grösseren Gefässen von Tieren dadurch, dass man das Gefäss durchschneidet und zwischen die beiden Schnittenden eine hinreichend weite Röhre einschaltet, deren Inhalt genau bestimmt ist. Das Blut muss nun durch die Röhre fliessen, um von dem einen Schnittende zum anderen hin zu kommen. Man bestimmt die Zeit, die vergeht, vom Eintritt des Blutes in die Röhre bis zum Austritt aus derselben. Die Röhre wird vor dem Versuch gefüllt mit einer indifferenten Flüssigkeit, die von dem eintretenden Blute in das Gefässsystem hinein verdrängt wird. Nach diesem Prinzipe ist gebaut der Hämodromometer von Volkmann, ähnlich, wenn auch komplizierter, die Stromuhr von Ludwig.

In den Kapillaren kann man bei mikroskopischer Beobachtung (z. B. der Froschschwimmhaut) direkt die Wegstrecke messen, durch die ein Blutkörperchen in bestimmter Zeit hindurchgeht.

Die pulsatorischen Aenderungen der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes in den Arterien lassen sich untersuchen mittels des Plethysmographen, eines Apparates, der die pulsatorische Volumänderung einer Extremität registriert. Die Volumänderungen müssen bedingt sein durch die periodische Verstärkung und Verminderung des Blutzuflusses durch die Arterien in die Extremität, weil der Blutabfluss durch die Venen gleichmässig vor sich geht.

3. Die Reibungswiderstände für die Blutbewegung.

Die bewegende Triebkraft hat bei der Blutbewegung die Widerstände zu überwinden, die durch die Reibung der bewegten Blutteilchen aneinander und an der Gefässwand entstehen. Der Reibungswiderstand in einem Gefässe ist um so grösser, je kleiner der Querschnitt des Gefässes ist.

Der Reibungswiderstand hat zur Folge, dass in einem Querschnitt eines Blutgefässes nicht alle Blutteilchen mit gleicher Geschwindigkeit, sondern die in der Mitte gelegenen am schnellsten, die an der Gefässwand gelegenen sich fast gar nicht bewegen. In dem stärkeren axialen Strom treiben vorwiegend die spezifisch schwereren körperlichen Bestandteile des Blutes, die roten Blutkörperchen, in dem schwächeren Randstrom die spezifisch leichteren Leukocyten.

4. Beziehung zwischen Blutdruckgefälle, Strömungsgeschwindigkeit und Widerstand.

Die Triebkraft wird verbraucht für Strömungsarbeit und Ueberwindung der Widerstände; ihr Verbrauch ist um so grösser, je grösser die Strömungsarbeit und der überwundene Widerstand ist. Die Grösse des Verbrauchs an Triebkraft in einer Gefässstrecke wird gemessen durch die Grösse der Blutdruckabnahme. Die Druckabnahme in der Einheit der Wegstrecke heisst das Gefälle.

In einem gleichmässig weiten Rohre, das in jedem Querschnitt denselben Widerstand bietet, und in dem die Bewegungsgeschwindigkeit in allen Querschnitten gleich gross ist, ist die Druckabnahme proportional der durchflossenen Strecke, das Gefälle also überall gleich.

Strömt Flüssigkeit durch ein ungleichmässig weites Rohr, so ist das Gefälle an den weiten Stellen kleiner als an den engen, weil an den weiten Stellen der Widerstand kleiner ist.

Die Frage, wo das grösste Gefälle, mithin der grösste Verbrauch an Triebkraft im Gefässsystem ist, lässt sich noch nicht sicher beantworten. Auf dem Wege von den Arterien zu den Kapillaren nimmt der Gesamtquerschnitt zu, der Querschnitt der einzelnen Gefässe aber ab; auf dem Wege von den Kapillaren zu den

Venen ist es umgekehrt. Der Widerstand ist nun einerseits um so kleiner, je grösser der Gesamtquerschnitt, anderseits um so grösser, je kleiner der Einzelquerschnitt ist. Von den beiden entgegengesetzten Veränderungen des Widerstandes überwiegt in den grösseren Arterien die Abnahme, in den Venen die Zunahme, so dass das Gefälle in den grossen Arterien nur gering ist, in den Venen grösser. Ueber die Grösse des Gefälles in den kleineren Arterien und Kapillaren lauten die Angaben noch widersprechend.

5. **Venenklappen.**

In den Venen wird die Blutbewegung gefördert durch Kompression von aussen her, was z. B. bei der Kontraktion umgebender Muskeln geschieht; dabei wird eine rückläufige Bewegung des Blutes verhindert durch Klappen, die den Semilunarklappen ähnlich gebaut sind und den Durchtritt des Blutes nur in der Richtung zum Herzen hin gestatten.

6. **Dauer des Kreislaufes.**

Zur Bestimmung der Dauer des Blutumlaufs wird Ferrocyankalium in das zentrale Ende einer durchschnittenen Vene des Versuchstieres eingespritzt und festgestellt, nach welcher Zeit das Salz durch Blaufärbung mit Eisenchlorid nachzuweisen ist in den Blutproben, die man aus dem peripheren Schnittende der Vene in kurzen Intervallen entnimmt. Das Salz hat den ganzen Kreislauf vollendet, wenn es aus der Vene wieder austritt.

Bei Hunden ist so die Dauer des Blutumlaufs zu 15 Sek. bestimmt worden, für den Menschen nimmt man 22 Sek. an.

§ 4. Innervation der Kreislauforgane.

Der Einfluss des Zentralnervensystems auf die Kreislauforgane (Herz und Gefässmuskeln) dient dazu, die Gesamtstromstärke und die Verteilung des Blutstromes in den einzelnen Körperteilen den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen. Es geschieht dies durch Veränderung der Zahl und Stärke der Herzschläge und durch Veränderung des Tonus der Gefässmuskeln, besonders der Arterien.

1. **Innervation des Herzens** (siehe auch S. 54).

a) Die Herzhemmungsnerven sind die beiden Vagi, welche Fasern zum Plexus cardiacus abgeben. Durchschneiden der Vagi bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz. Die Vagusfasern für das Herz sind demnach tonisch erregt. Reizung des peripheren Stumpfes eines durchschnittenen Vagus bewirkt je nach der Stärke des Reizes

Verminderung der Schlagzahl und -stärke oder gar vollständigen Stillstand des Herzens in Diastole. Wie die Wirkung des Vagus auf den Herzmuskel zu stande kommt, ist nicht bekannt.

Nach Vagusdurchschneidung sind pathologisch-anatomische Veränderungen des Herzmuskels (Atrophie und Degenerationen) beobachtet worden.

Das Zentrum der Herzhemmungsnerven liegt im verlängerten Mark. Seine Erregung wird verstärkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, ferner durch Blutdrucksteigerung. Es kann auch indirekt erregt werden durch Reize, die ihm auf Nervenbahnen aus dem Grosshirn oder durch reflektorisch wirksame zentripetale Nerven zugeleitet werden.

So hängt der Grad seiner Erregung ab von psychischen Einflüssen (Herzklopfen!). Reflektorischer Herzstillstand kommt z. B. zu stande, wenn man bei einem Frosch die sensiblen Nerven der Baucheingeweide durch Klopfen auf den Bauch reizt (Goltzscher Klopfversuch).

Atropin und Curare in grossen Dosen heben die Vaguswirkung auf das Herz auf, Muscarin und Nikotin erregen die Vagusendigungen im Herzen. Die Wirkung des Atropins wird durch Muscarin aufgehoben, die Wirkung des Curare durch Nikotin. Digitalin wirkt erregend sowohl auf die Endigungen des Vagus im Herzen als auch auf das Zentrum im verlängerten Mark.

b) Die Herzbeschleunigungsnerven sind die Nervi accelerantes, die aus dem ersten Brustganglion und den Halsganglien des Sympathicus zum Plexus cardiacus gehen. Ihre Reizung bewirkt Zunahme der Frequenz und Stärke der Herzschläge.

Man vermutet, dass ihr Zentrum auch im verlängerten Mark liegt; dasselbe soll ebenfalls tonisch erregt sein. Direkte elektrische Reizung des verlängerten Marks hat Beschleunigung der Pulsfrequenz zur Folge, falls zuvor, um die Wirkung der Herzhemmungsfasern auszuschalten, die Vagi durchschnitten sind.

2. Innervation der Gefässe.

Die Gefässmuskeln (glatte Muskeln) sind am stärksten entwickelt in den Arterienwänden, schwächer in den Venen. Den Kapillarwänden wird auch Kontraktilität zugeschrieben, die aber unabhängig vom Nervensystem zu sein scheint. Die nervösen Elemente für die Gefässmuskulatur liegen teils in der Gefässwand selbst (Ganglienzellen, Nervengeflechte), teils treten sie als Gefässnerven von aussen an sie heran. Es gibt gefässverengernde und gefässerweiternde Nerven.

a) Die gefässverengernden vasomotorischen oder vasokonstriktorischen Nerven haben ihr Zentrum in der

Medulla oblongata vom oberen Teile des 4. Ventrikels bis unterhalb des Calamus scriptorius auf beiden Seiten; vom Zentrum aus gehen Nervenfasern im Rückenmark abwärts, und treten mit Nervenzellen des Rückenmarkgraus in Verbindung; von da gehen die Fasern durch die vorderen Wurzeln und die Rami viscerales in den Sympathicus. Die Sympathicusfasern gehen getrennt für sich (z. B. Splanchnicus) oder mit anderen peripheren Nerven (z. B. dem Trigeminus, Ischiadicus) zu den Gefässen. Einzelne vasomotorische Wurzelfasern (z. B. aus den Wurzeln der unteren Lumbal- und der Sacralnerven) gehen auch direkt zu den Gefässen, ohne erst in den Sympathicus einzutreten. Die vasomotorischen Nerven stehen wahrscheinlich nicht in direkter Verbindung mit den Muskelfasern, sondern treten erst in Ganglienzellen der Gefässwände ein, von denen aus dann motorische Fasern zu den Muskeln gehen.

Das Zentrum der Vasomotoren ist tonisch erregt, denn Durchschneiden eines vasomotorischen Nerven bewirkt eine Erweiterung der von dem Nerven innervierten Gefässe.

Durchschneidet man das Rückenmark, so tritt Erweiterung der von den durchschnittenen Vasomotoren versorgten Gefässe ein; nach einiger Zeit stellt sich aber der Tonus wieder her, offenbar weil die von den vasomotorischen Bahnen durchsetzten Rückenmarkszellen die Funktion des Zentrums übernommen haben. Auch nach Durchschneidung peripherer vasomotorischer Nerven tritt der Tonus nach einiger Zeit wieder auf, indem die Ganglienzellen der Gefässwände die Rolle des Zentrums übernehmen.

Das Zentrum der Vasomotoren wird in seiner Erregung beeinflusst:

1. direkt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute, welche die Erregung verstärken. Daher wirkt, wie beim Herzhemmungszentrum, die Erstickung erregend;

2. durch Reize, die auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Psychische Vorgänge können die Erregung des Zentrums verstärken oder schwächen (Angstblässe, Schamröte!).

b) Die Erregung kann reflektorisch beeinflusst werden. Man unterscheidet die reflektorisch wirksamen zentripetalen Nerven in:

α) pressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch eine stärkere Erregung des Zentrums, mithin eine Gefässverengerung und dadurch Blutdrucksteigerung (Pression!) bewirken.

β) Depressorische Nerven, d. s. zentripetale Nerven, die reflektorisch die Erregung des Zentrums, und so den Blutdruck herabsetzen.

Pressorische Nerven sind z. B. im Trigeminus, Laryngeus superior und inferior enthalten. Ein depressorischer Nerv ist der beim Kaninchen entdeckte „Nervus depressor", der vom Herzen zum Vagus und von da in das verlängerte Mark führt und dessen Erregung Sinken des Blutdrucks und gleichzeitig Herabsetzung der Pulsfrequenz bewirkt.

b) Die gefässerweiternden vasodilatatorischen Nerven bewirken Gefässerweiterung durch Herabsetzung des Tonus der Gefässmuskulatur.

Beispiele vasodilatatorischer Nerven:

1. In der Chorda tympani verlaufen Fasern zur Submaxillarspeicheldrüse, deren Reizung Erweiterung der Gefässe der Drüse bewirkt.

2. Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die vom Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus gehen) bewirkt stärkere Blutfülle des Penis und dadurch die Erektion.

Im übrigen verlaufen die Vasodilatatoren meist mit den Vasomotoren zusammen. Man kann sie aber auch in diesem Falle getrennt nachweisen, weil die beiden Arten von Nerven verschiedene Erregbarkeit besitzen. Die Dilatatoren sind schon durch schwache elektrische Ströme und geringe Reizfrequenz erregbar, die Vasomotoren beanspruchen eine grössere Stromstärke und Reizfrequenz.

Nach Durchschneidung der Nerven behalten die Dilatatoren ihre Erregbarkeit viel länger, bevor sie absterben und degenerieren, als die Vasomotoren.

Ueber die Art, wie die gefässerweiternden Nerven den Tonus der Muskulatur herabsetzen, ist nichts bekannt.

Man nimmt an, dass das Zentrum der Vasodilatatoren in der Medulla oblongata liegt.

Die Gefässinnervation dient zur Regulation der Blutverteilung in den einzelnen Teilen des Körpers. Die Blutverteilung ist, soweit sie nicht von rein mechanischen Bedingungen abhängt, so durch den Gefässmuskeltonus geregelt, dass jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge enthält, die er nötig hat. Die Gefässe eines Körperteils sind um so weiter, der Blutgehalt ist um so grösser, je thätiger der Körperteil ist. Gleichzeitig mit der Erweiterung in einem thätigen Körperteil geht eine Verengerung in den ruhenden Teilen einher.

In der Ruhe enthalten die Bauch- und Brustgefässe mehr als die Hälfte der ganzen Blutmenge. Während der Verdauung ist die Blutfülle der Baucheingeweide grösser als in Nüchternheit. Bei Arbeitsleistung füllen sich die Blutgefässe der arbeitenden Muskeln

stärker mit Blut, als in der Ruhe; gleichzeitig werden die vom Splanchnicus innervierten Bauchgefässe verengt.

In den Nebennieren werden Substanzen gebildet, die durch direkte Einwirkung auf die Muskelfasern den Gefässmuskeltonus steigern oder herabsetzen (siehe Kapitel XI).

Kleinere Blutverluste werden kompensiert durch allgemeine Verengerung der Gefässe. Für sehr grosse Blutverluste über die Hälfte der Blutmenge reicht aber diese Kompensation nicht mehr aus; es kommt zu starkem Sinken des Blutdrucks, mangelhaftem Klappenschluss und damit zum Stillstand der Blutbewegung. Der Verblutungstod erfolgt in solchen Fällen nicht wegen Mangel an irgend einem Bestandteil des Blutes, z. B. an Hämoglobin, sondern nur wegen ungenügender Füllung der Gefässe und der damit verbundenen Kreislaufstörung. Ersetzt man das verlorene Blut durch eine indifferente Flüssigkeit (0,9 % Kochsalzlösung [**Transfusion**]), so stellt sich die Blutbewegung wieder her. Bei Verlusten aber von mehr als zwei Drittel der Blutmenge reicht das noch vorhandene Hämoglobin zur Unterhaltung der Atmung nicht mehr aus, es tritt der Tod trotz Wiederherstellung der Zirkulation wegen Sauerstoffmangel ein. Hier kann nur Transfusion von Menschenblut lebensrettend wirken. Tierblut ist wegen der globuliciden Eigenschaft des Serum dazu nicht geeignet.

Kapitel V. **Atembewegungen.**

Die Atembewegungen haben den Zweck, durch abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Lungen Luft in die Lungenalveolen einzusaugen und wieder auszustossen nach dem Gasaustausch mit dem Lungenkapillarblut.

§ 1. **Die Gestaltveränderung der Brusthöhle und der Lungen.**

Die Atembewegungen bestehen in abwechselnder Erweiterung (Inspiration) und Wiederverengerung (Exspiration) der Brusthöhle in allen Richtungen.

1. Die Erweiterung der Brusthöhle in senkrechter Richtung geschieht durch Kontraktion des Zwerchfells, das nach unten rückt durch Abflachung seiner Wölbung. An dieser Abwärtsbewegung beteiligen sich hauptsächlich die muskulösen Teile,

weniger die sehnige Kuppe des Zwerchfells. Die peripheren Teile des Zwerchfells, die in Exspirationsstellung der Brustwand anliegen, heben sich bei Inspiration von der Wand ab. Bei der Exspiration drängen die Baucheingeweide das Zwerchfell wieder in die Brusthöhle zurück.

2. Die Erweiterung der Brusthöhle in den horizontalen Richtungen geschieht durch die Erhebung der Rippen.

Jede Rippe ist gelenkig verbunden mit der Wirbelsäule an zwei Stellen:
1. durch ihr Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern,
2. durch ihr Tuberculum mit dem Querfortsatze eines Wirbels.

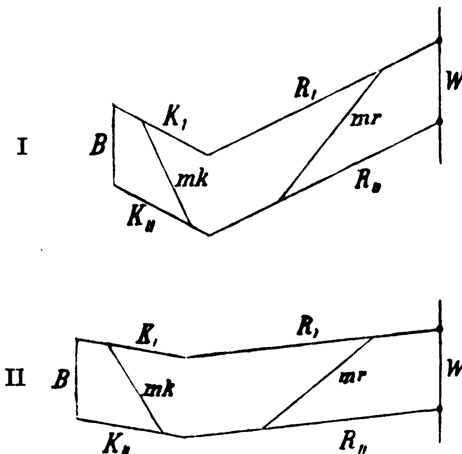


Fig. 2.

Die Achse, um die sich die Rippe dreht, geht durch ihren Hals, also ungefähr horizontal von vorne innen nach hinten aussen.

Die Rippen sind nach vorne abwärts geneigt. Durch ihre Erhebung wird der Grad dieser Neigung vermindert. Dabei wird der horizontale Querschnitt der Brusthöhle sowohl in sagittaler als in transversaler Richtung vergrössert, weil der horizontale Abstand des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule zunimmt und die Seitenteile der Rippe weiter nach aussen rücken. Zugleich mit den Rippen wird das Brustbein gehoben und vorwärts bewegt. Die Erhebung der Rippen und des Brustbeins ist verbunden mit Verbiegungen der Rippenknorpel. Dabei wird der nach oben konkave Winkel, den die Rippenknorpel bilden, vergrössert.

Die Rippenhebung bei ruhiger Atmung geschieht durch die Musculi intercostales externi und intercartilaginei.

Die Fasern der Intercostales externi gehen zwischen je zwei Rippen von oben hinten nach unten vorn. Die Insertionspunkte einer Faser nähern

sich einander nur dann, wenn gleichzeitig beide Rippen, an denen die Faser inseriert, gehoben werden; daher bewirkt Kontraktion der Faser Hebung beider Rippen.

Die Fasern der Intercartilaginei gehen in der Richtung von oben innen nach unten aussen zwischen zwei in demselben Sinne wie die Fasern geneigten Rippenknorpeln. Auch hier nähern sich die Insertionspunkte einer Faser nur bei gleichzeitiger Hebung beider Knorpel. Die Intercartilaginei sind aber bloss für die unteren Rippenknorpel in dieser Weise von Bedeutung.

In dem Schema Fig. 2 bedeute W die Wirbelsäule, B das Brustbein, R, und R,, zwei Rippen mit der Faser m r des Intercostalis externus, K, und K,, zwei Knorpel mit der Faser m k des Intercartilagineus. I ist die Stellung in Exspiration, II in Inspiration. Man sieht, dass m r und m k in II kürzer sind als in I.

Bei angestrengter Inspiration beteiligen sich noch an der Rippenhebung: Scaleni, Levatores costarum, Serratus posticus superior, Sternocleidomastoideus, ferner nach Fixation der Arme, etwa durch Aufstemmen auf einen Tisch: Pectoralis major und minor, Serratus anticus major. Bei angestrengter Inspiration kontrahieren sich auch die Levatores alae nasi, die die Nasenöffnung erweitern, und die Cricoarytaenoidei postici, die die Stimmritze erweitern.

Die exspiratorische Rippensenkung erfolgt dadurch, dass der Brustkorb der Schwerkraft folgend sinkt, sowie durch Kontraktion der Musculi intercostales interni, deren Fasern sich mit denen der externi kreuzen und daher entgegengesetzt wie die externi wirken.

Bei angestrengter Atmung beteiligen sich an der Rippensenkung: Serratus posticus inferior, Latissimus dorsi; ferner die Bauchdeckenmuskeln und der Quadratus lumborum, die nicht nur die Rippen senken, sondern zugleich durch Druck auf die Baucheingeweide die Emporwölbung des Zwerchfells begünstigen.

Der Mann atmet vorwiegend mit dem unteren Teile des Brustkorbs, die Frau mit dem oberen.

Unter normalen Verhältnissen sinkt der intraabdominale Druck etwas bei der Inspiration, steigt bei der Exspiration. Nur bei abnormer Füllung des Darms mit Speise, Kot oder Darmgasen steigt der intraabdominale Druck bei der Inspiration und nimmt ab bei der Exspiration.

Die Lungen sind zwei Säcke mit dehnbarer, elastischer Wand, die in die Brusthöhle luftdicht eingesetzt sind, so dass ihre Aussenfläche (Pleura pulmonalis) überall der Innenfläche der Brusthöhlenwand (Pleura costalis) anliegt, ohne mit ihr verwachsen zu sein. Die innere Lungenoberfläche ist sehr vergrössert durch dünne, häutige Vorsprünge, die Alveolenwände. Der Innenraum der Lungensäcke steht durch die Luftwege (Bronchien, Luftröhre, Rachen, Nase) in Kommunikation mit der atmosphärischen Luft.

Der atmosphärische Luftdruck wirkt demnach auf die Innenfläche der Luftsäcke und hält die Aussenfläche der dehnbaren

Lungenwand gegen die Thoraxwand angedrückt. Nach Thoraxerweiterung dehnt der Luftdruck die Lungensäcke und erweitert sie.

Schon in der Exspirationsstellung des Thorax sind die Lungenwände gespannt. Oeffnet man an einer Leiche die Thoraxwand von aussen, so dass Luft in den Pleuraraum eindringen kann, so ziehen sich die Lungen von der Thoraxwand zurück. Verbindet man vor der Eröffnung des Thorax die Luftröhre luftdicht mit einem Manometer, so gibt dasselbe nach Eröffnung des Thorax den Druck an, der durch die Spannung der Lungenwand bewirkt ist. Im Pleuraraum herrscht dementsprechend auch schon bei Exspirationsstellung ein negativer Druck, der etwa 3—5 mm Hg beträgt. Bei gewöhnlicher Inspiration wird dieser Druck um etwa 9 mm vergrössert, bei angestrengter Inspiration um 30—40 mm.

§ 2. Die respiratorischen Druckänderungen der Lungenluft und die Atemgrösse.

Bei der inspiratorischen Erweiterung der Lungen sinkt der Druck der Lungenluft, bei der exspiratorischen Verengerung steigt er. Die inspiratorische Druckverminderung hat zur Folge, dass Luft von aussen einströmt, die exspiratorische Drucksteigerung bewirkt, dass Luft nach aussen ausgepresst wird. Die respiratorischen Druckänderungen betragen in beiden Fällen bei ruhiger Atmung 1—3 mm Quecksilbersäule; bei angestrengter Atmung können die Druckschwankungen grösser werden.

Die Atemgrösse wird dadurch bestimmt, dass man die eingeatmete Luft in ein zur Messung von Luftvolumina eingerichtetes Gasometer (Spirometer) ausatmet oder dass man die einzuatmende oder ausgeatmete Luft durch Gasuhren streichen lässt.

Ein Teil der eingeatmeten Luft kommt bei dem Gasaustausch in den Lungen nicht zur Verwertung, weil er nicht in die Alveolen gelangt, sondern in den Luftwegen (Trachea, Bronchien, Nase) bleibt. Die Grösse dieses „schädlichen Raumes“ beträgt 100—150 cm³.

Respirationsluft heisst die bei ruhiger Atmung ein- resp. ausgeatmete Luft; sie beträgt beim erwachsenen Mann 500 cm³.

Komplementärluft heisst die Luft, die von einer gewöhnlichen Inspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Inspiration eingeatmet werden kann; sie beträgt etwa 2500 cm³.

Reserveluft heisst die Luft, die von einer gewöhnlichen Exspirationsstellung aus durch weitere möglichst starke Exspiration ausgeatmet werden kann; sie beträgt 1500 cm³.

Alle diese Luftvolumina zusammen bilden die vitale Kapazität,

4500 cm^3, d. h. das grösstmögliche ein- und auszuatmende Luftvolum.

Residualluft heisst die Luft, die nach tiefster Exspiration noch in der Lunge zurückbleibt; sie dürfte etwa 1200 cm^3 betragen.

Die Inspirationsluft wird auf ihrem Wege zu den Lungen durch Wärmeabgabe und Wasserverdunstung von den Schleimhäuten auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasserdampf gesättigt, so dass die Exspirationsluft körperwarm und mit Wasserdampf gesättigt austritt.

Staub, der mit der Inspirationsluft in die Luftwege gelangt, wird durch die Flimmerbewegungen des Schleimhautepithels der Luftwege wieder herausbefördert.

Atmungsgeräusche. Durch die Luftbewegung bei der Atmung entstehen Geräusche, die man hört, wenn man das Ohr an die Brustwand anlegt. Ueber der Luftröhre und den Bronchien hört man ein dem „ch“ ähnliches blasendes Geräusch („bronchiales“ Atmen) sowohl bei Inspiration als bei Exspiration. Ueber dem Lungengewebe hört man ein schlürfendes Geräusch („vesikuläres“ Atmen) bei der Inspiration stark, bei der Exspiration schwach.

§ 3. Frequenz und Rhythmus der Atembewegungen, Innervation der Atemmuskulatur.

Der Erwachsene führt normal etwa 18 Atemzüge in 1 Minute aus, das Kind mehr (im ersten Lebensjahr im Mittel 44).

Die Atembewegungen erfolgen so, dass auf eine Inspiration sofort die nächste Exspiration folgt. Die Dauer der Inspiration verhält sich zu der der Exspiration etwa wie 10 : 12. Zwischen dem Ende der Exspiration und dem Beginn der nächsten Inspiration liegt in der Regel eine kleine Atempause.

Die motorischen Nerven für die Atemmuskeln verlassen das Rückenmark in den vorderen Wurzeln des Hals- und Brustteils. Es sind der Phrenicus für das Zwerchfell und die Nervi intercostales für die Interkostalmuskeln.

Das Atemzentrum liegt im verlängerten Mark zu beiden Seiten der hinteren Spitze der Rautengrube. Verletzung dieser Stelle hat plötzlichen Tod wegen Atmungsstillstand zur Folge (daher wurde die Stelle Lebensknoten genannt).

Einige Autoren halten diese Stelle für einen Nervenstrang, der die Kerne des 5., 9., 10. und 11. Gehirnnerven mit den Ursprungskernen der motorischen Atmungsnerven verbindet. Auch wird angegeben, dass das eigentliche Atemzentrum nicht im verlängerten Mark, sondern im Rückenmark liegen soll.

Das Zentrum besteht aus Inspirations- und Exspirationszentrum, die abwechselnd in Aktion treten; es ist doppelseitig; die Zentren beiderseits sind aber durch Kommissurenfasern so verbunden, dass sie immer gleichzeitig erregt werden.

Die Nervenbahnen vom Atemzentrum zu den motorischen Ursprungskernen der Atemnerven verlaufen in den gleichseitigen Seitensträngen des Rückenmarks (Respirationsbündel).

Die Erregung des Atemzentrums
kann direkt und indirekt erfolgen.

1. Direkte Erregung: Die Atembewegungen erfolgen in der Norm unwillkürlich, weil das Atemzentrum fortwährend direkt erregt wird. Seine Erregung ist automatisch, nicht reflektorisch, weil das Zentrum auch nach Durchschneidung aller zentripetalen Nerven, die Erregungen zuleiten könnten, seine Thätigkeit beibehält.

Der normale Reiz ist Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Das arterielle Blut enthält schon so wenig Sauerstoff und so viel Kohlensäure, dass das Zentrum erregt wird. So kommt die normale ruhige Atmung zu stande, die man **Eupnoë** nennt.

Wird das Blut durch einige tiefe Atemzüge stark ausgelüftet, so ist so viel Sauerstoff und so wenig Kohlensäure in ihm, dass das Atemzentrum nicht erregt wird. Es tritt Atemruhe, **Apnoë**, ein.

Die Apnoë beruht allerdings zum Teil auch auf einer durch die Lungenaufblähung bewirkten Erregung zentripetaler atemhemmender Vagusfasern (siehe unten), denn sie ist nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung schwieriger zu erhalten.

In Apnoë befindet sich der Embryo im Mutterleibe, dessen Blut einen genügenden Gasaustausch in der Placenta erfährt. Wird beim Embryo die Zirkulation in der Nabelschnur etwa durch Kompression derselben oder der Gasaustausch in der Placenta durch vorzeitige Lösung der Placenta verhindert, so tritt Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blute ein, die zu vorzeitigen Atembewegungen vor der Geburt führen können.

Wird durch mangelhafte Auslüftung das arterielle Blut sauerstoffärmer und kohlensäurereicher als in der Norm, so wird die Atmung verstärkt, die Atemzüge werden tiefer und oft auch häufiger: **Dyspnoë**, Atemnot. Starke anhaltende Dyspnoë führt schliesslich zum Tode durch Lähmung des Atemzentrums: Erstickung, **Asphyxie.**

Die normale Erregung des Atemzentrums durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung ist zweckmässig, weil so die Stärke der Atembewegungen dem Atembedürfnis des Organismus angepasst wird.

Im thätigen Muskel sollen sich ausser Kohlensäure noch andere, ihrer Natur nach unbekannte Stoffe bilden, die in das Blut gelangen und das Atemzentrum erregen.

Manche Autoren geben an, dass die Kohlensäure nicht nur direkt, sondern schon indirekt vom Orte ihrer Entstehung aus die Atmung anrege, dadurch, dass sie an ihrer Bildungsstätte in den Geweben die Endigungen zentripetaler Nerven errege, die ihrerseits auf reflektorischem Wege die Atmung verstärken sollen.

Temperaturerhöhung verstärkt die Erregung des Atemzentrums: Wärmedyspnoë (z. B. im Fieber).

2. Indirekte Erregung des Atemzentrums kommt zu stande dadurch, dass dem Zentrum Reize auf Nervenbahnen zugeleitet werden.

a) Vom Grosshirn aus durch psychische Einflüsse können Zahl, Tiefe und Rhythmus der Atemzüge verändert werden. Einerseits können wir willkürlich bis zu einem gewissen Grade die Atmung beeinflussen, anderseits wird die Atmung unwillkürlich beeinflusst durch Gemütsbewegungen (Schreck, Zorn etc.).

b) Reflektorische Veränderungen der Atmung sind z. B. die Exspirationsstösse, die Niesen und Husten heissen und ausgelöst werden, wenn die sensiblen Nerven in der Schleimhaut der Nase (Trigeminus) und des Kehlkopfes (Laryngeus superior) gereizt werden. Ausserdem wird durch zahlreiche andere sensible Reize die Atmung reflektorisch beeinflusst.

Die bemerkenswerteste reflektorische Beeinflussung der Atmung ist die vom **Vagus** hervorgebrachte. Durchschneiden beider Nervi vagi bewirkt, dass die Atemzüge tiefer, aber seltener werden, so dass die Gesamtgrösse des durch längere Zeit hin und her geatmeten Luftquantums unverändert erscheint. Reizung eines der zentralen Stümpfe der durchschnittenen Vagi bewirkt Veränderungen der Atmung, die nichts Typisches aufweisen: zuweilen ist die Wirkung eine vorwiegend inspiratorische, zuweilen eine exspiratorische. Bläht man bei einem Tiere die Lunge künstlich durch Einblasen von Luft auf, so wird dadurch eine Exspirationsbewegung ausgelöst; umgekehrt wird durch künstliche Exspiration (Aussaugen von Luft) eine Inspirationsbewegung ausgelöst. Man nimmt deshalb an, dass im Vagus zwei Arten von sensiblen Fasern zur Lunge gehen, von denen die einen exspiratorisch, die anderen inspiratorisch anregend (oder inspiratorisch resp. exspiratorisch hemmend) wirken, und von denen die ersten durch die Aufblähung der Lunge bei der Inspiration, die zweiten durch das Zusammenfallen der Lunge bei der Exspiration gereizt werden. Dadurch kommt eine Verflachung und Beschleunigung

der Atemzüge zu stande. Diese Wirkung des Vagus scheint den Zweck zu haben, die Atemmuskulatur vor Uebermüdung zu schützen, weil die Muskeln durch die oberflächlichere Atmung weniger angestrengt werden.

Kapitel VI. Lymphe, Lymphdrüsen, Milz.

§ 1. Die Lymphe.

Aus den Blutkapillaren transsudiert fortwährend Flüssigkeit in die Gewebe, die als Gewebsflüssigkeit die Zellen umspült und den Gewebszellen die Nahrungsstoffe zuführt. Nach Abgabe dieser Stoffe und Aufnahme etwaiger Endprodukte des Stoffwechsels geht die Gewebsflüssigkeit aus den feinsten Gewebsspalten in die Lymphbahnen als Lymphe über, die durch die grossen Lymphstämme (Ductus thoracicus, Truncus lymphaticus dexter) in die Blutgefässe zurückfliesst; ein Teil der Gewebsflüssigkeit gelangt freilich auch direkt durch die Kapillarwand wieder in das Blut.

Die Lymphe ist eine wasserhelle, salzig schmeckende Flüssigkeit von 1,007—1,043 spez. Gewicht, die spontan nach Austritt aus dem Körper gerinnt. Sie enthält als zellige Elemente die den Leukocyten des Blutes identischen Lymphkörperchen und im Plasma dieselben Substanzen wie das Blutplasma, und zwar auch in ungefähr denselben Mengen ausser den Eiweissstoffen, deren Menge in der Lymphe etwas kleiner ist als im Blut.

Die Lymphe, die während der Fettverdauung aus den Lymphgefässen des Darmkanals kommt, enthält das resorbierte Fett in feiner Emulsion und sieht deshalb milchig getrübt aus; sie wird **Chylus** genannt.

Die Menge der Lymphe, die durch den Ductus thoracicus fliesst, wird beim Menschen auf 1—2 Liter täglich geschätzt.

Lymphbildung.

Bei der Transsudation der Lymphe aus den Blutkapillaren sind physikalische Vorgänge, Filtration und Diffusion durch die Gefässwand hindurch, im Spiele. Ob die physikalischen Vorgänge allein die Lymphbildung bewirken, oder ob ausserdem auch noch eine besondere Thätigkeit des Kapillarendothels dabei mitwirkt, das die Lymphe gleichsam in die Gewebe hinein secernierte (gerade so wie das Drüsenepithel das Drüsensekret erzeugt), ist zur Zeit noch unentschieden.

Lymphbewegung.

Die Triebkraft für die Lymphbewegung ist der Druck, den die in den Lymphbahnen immer nachrückende, in den Geweben gebildete Lymphe ausübt. Die Bewegung der Lymphe wird unterstützt durch Kompression der Lymphgefässe von seiten der Skelettmuskeln, wobei rückläufige Bewegung durch Klappen verhindert wird. Auch Aspiration durch den negativen Druck des Thorax wirkt fördernd auf die Lymphbewegung.

Der Lymphbewegung dienen bei manchen Tieren noch besondere Lymphherzen.

Die serösen Höhlen (Pleura-, Perikardial-, Peritonealhöhle) können als sehr grosse Lymphräume angesehen werden; sie enthalten gewöhnlich spärliche Mengen seröser Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung der Lymphe gleich ist. Lösliche in die serösen Höhlen gebrachte Substanzen, werden teils durch Blutkapillaren, teils durch die Lymphgefässe resorbiert. Ueber die Kräfte, die diese Resorption bewirken, gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Sicher ist jedoch, dass an dieser Resorption die durch die Respiration bewirkte abwechselnde Erweiterung und Wiederverengerung der Lymphspalten des Zwerchfells und der Pleura beteiligt ist, wobei die Lymphe bald aus den serösen Höhlen in die Lymphspalten aufgesaugt, bald aus den Spalten in die Lymphgefässe weiter befördert wird. Auch fein verteilte feste Substanzen (z. B. Fett, Farbstoffe) können aus den serösen Höhlen auf diese Weise durch die Lymphgefässe resorbiert werden.

§ 2. Die Lymphdrüsen

bestehen aus retikulärem Bindegewebe, in dessen Maschen sich Zellennester befinden. Hier entstehen die Leukocyten und werden abgegeben an die Lymphe, die aus einem oder mehreren zuführenden Gefässen in die Maschen eintritt und durch ein abführendes Gefäss wieder austritt.

Ausser der Neubildung von Leukocyten haben die Lymphdrüsen noch die Funktion, die durchfliessende Lymphe zu filtrieren und unbrauchbar gewordene Lymphzellen sowie schädliche Substanzen, z. B. Bakterien, die mit der Lymphe eintreten, festzuhalten, so dass sie nicht in den allgemeinen Kreislauf gelangen können.

Retikuläres, von Lymphe durchströmtes Gewebe, das zur Neubildung von Leukocyten dient, findet sich übrigens auch sonst noch im Körper, z. B. an manchen Stellen unter den Schleimhäuten (Solitärknötchen, Peyersche Plaques des Darmes).

Auch die **Thymusdrüse** hat denselben Bau und dieselbe Funktion wie die Lymphdrüsen. Sie ist beim Embryo und beim Kinde mächtig entwickelt, entartet aber vom 10. Lebensjahre ab und verschwindet schliesslich.

§ 3. Die Milz

besteht aus einem Gerüst, das von den Milztrabekeln gebildet wird und das die Milzpulpa, ein retikuläres Gewebe mit vielen zelligen Elementen, trägt. An vielen Stellen findet man die Zellen zu Knötchen, den Milzfollikeln, angehäuft. Die Zellen der Pulpa sind teils Leukocyten, teils grössere mehrkernige Zellen, teils rote Blutkörperchen, teils solche Zellen, die rote Blutkörperchen in sich aufgenommen haben. Das Blut soll nach den Angaben der meisten Autoren aus den Kapillaren in die Maschen der Pulpa ein- und von da durch die Milzvenen herausfliessen.

In der Milzkapsel befinden sich glatte Muskelfasern, von deren Kontraktionszustand die Grösse der Milz abhängt.

In der Milz werden Leukocyten gebildet und an das Blut abgegeben, denn das Milzvenenblut enthält mehr Leukocyten als das arterielle. Dieser Funktion entspricht auch der anatomische Bau der Milz, der mit dem einer Lymphdrüse viele Analogien zeigt. In der Milz werden aber, wie in den Lymphdrüsen, nicht nur weisse Blutkörperchen gebildet, sondern auch zerstört. Hierfür spricht die Thatsache, dass man in der Milz ansehnliche Mengen von Stoffen findet, die aus den Zellkernen zu Grunde gegangener weisser Blutkörperchen entstehen. Es sind das die Xanthinbasen, Zersetzungsprodukte der Kernnucleïne, die als Vorstufen der Harnsäure gelten. Wird Milzpulpa mit Blut digeriert, so bildet sich Harnsäure. Da man die Harnsäure beim Säugetier aus Kernnucleïn entstanden denkt, so wäre demnach die Milz ein besonderer Ort für Harnsäurebildung.

Die Thatsache, dass man in der Pulpa Zellen findet, die rote Blutkörperchen in verschiedenen Stadien des Zerfalls enthalten, spricht dafür, dass in der Milz auch rote Blutkörperchen zerstört werden. In der embryonalen Milz sollen auch rote Blutkörperchen neugebildet werden.

Die Milz kann exstirpiert werden, ohne dass der Körper zu Grunde geht; ihre Funktionen können also von anderen Organen (Lymphdrüsen, rotem Knochenmark, Leber) ganz übernommen werden.

Die Milz ist in vielen Fällen von Infektionskrankheiten stark vergrössert. Es kommt ihr dabei offenbar die Aufgabe zu, durch ihre in gesteigertem Masse produzierten Zellen die Krankheitserreger unschädlich zu machen.

Kapitel VII. Sekretionen.

§ 1. Allgemeines über die Sekretionen.

Die Sekretionen haben für den Haushalt des Organismus verschiedene Bedeutung. Teils dienen sie dazu, Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen (z. B. Sekretion des Harns), teils haben sie den Zweck, dem Körper die für die Verdauung und Resorption der Nahrungsstoffe nötigen Säfte zu liefern; ferner gibt die Sekretion der Milchdrüsen das Nahrungsmittel für den Säugling, die Sekretion der Talgdrüsen eine schützende Decke für die Hautoberfläche, und die Schweisssekretion hat physiologische Bedeutung für den Wärmehaushalt des Organismus.

Die Sekretionen werden bewirkt durch die **Drüsenzellen,** d. s. modifizierte Epithelzellen. Sie finden sich:

a) entweder isoliert zwischen anderen Epithelzellen;

Hierher gehören die secernierenden Epithelzellen der Schleimhäute (die Becherzellen): cylindrische Zellen, die in sekretleerem Zustande körniges Protoplasma und einen in der Mitte gelegenen meist ovalen Kern haben, und deren körniges Protoplasma bei der Sekretbildung sich in eine helle Masse umwandelt, wobei der Kern und das nicht veränderte Protoplasma an die Basis der Zelle rücken. Die helle Masse tritt danach an der freien Oberfläche aus und bildet das Sekret. In den Becherzellen spielen sich Sekretbildung und Sekretausstossung gleichzeitig ab; schliesslich entleert sich die Zelle ganz und stirbt ab.

b) oder zu vielen in Drüsen vereinigt.

Die **Drüsen** sind Einstülpungen der Haut oder Schleimhaut von verschiedener Form, teils röhrenförmig (tubulös), teils säckchenartig (acinös), verzweigt oder unverzweigt.

Die Wand des Drüsengangs bildet ein Zellenlager, das von einer Membrana propria getragen und von Gefässkapillaren umsponnen wird. Ausserdem enthalten die Drüsen Lymphgefässe, Muskeln und Nerven.

Die secernierenden Drüsenzellen finden sich meist nur an dem blinden Ende des Drüsenganges, während der übrige Teil desselben als Ausführungsgang für das gebildete Sekret dient.

Der **Sekretionsvorgang** beruht nicht nur auf einer Filtration der Blutflüssigkeit durch die Drüsenwand hindurch, sondern auf einer spezifischen Thätigkeit der secernierenden Drüsenzellen aus folgenden Gründen:

1. Die meisten Sekrete enthalten Substanzen, die nicht schon im Blute vorgebildet sind, also in den Drüsenzellen selbst durch chemische Prozesse entstanden sein müssen (z. B. die Fermente der Verdauungssäfte, das Kaseïn und der Milchzucker der Milch, u. a.).

2. Die Sekretion geht in vielen Fällen nur zu gewissen Zeiten, nicht kontinuierlich vor sich, während doch der Blutdruck ununterbrochene Filtration bewirken müsste.

3. Der vom Drüsensekret im Drüsengang erzeugte Druck kann grösser werden, als der Blutdruck; überdies können blutleere oder gar ausgeschnittene Drüsen noch secernieren.

4. Die Sekretion ist in vielen Fällen begleitet von morphologisch nachweisbaren Veränderungen der Drüsenzellen.

5. Manche Sekretionen unterliegen dem Einfluss spezifischer sekretorischer Nerven. In den Speicheldrüsen sind Nervenfasern gefunden worden, die in den Drüsenzellen endigen.

§ 2. **Speichelsekretion.**

1. Zusammensetzung des Speichels.

Der Mundspeichel, eine farblose, trübe, fadenziehende Flüssigkeit von meist schwach alkalischer Reaktion, ist das Sekret der sämtlichen Drüsen der Mundhöhle. Die Menge des in 24 Stunden gebildeten Speichels wird auf 1—2 Liter geschätzt.

Die Trübung des Speichels rührt her von Schleimflocken, abgestossenen Mundhöhlenepithelzellen und den Speichelkörperchen. Letztere sind junge abgelöste Drüsenzellen oder ausgewanderte Leukocyten.

Der Speichel enthält 99—99,5 % Wasser, 0,1—0,2 % Salze, darunter Rhodankalium, 0,1—0,4 % organische Stoffe, darunter Eiweiss, Mucin und ein diastatisches Ferment, das Ptyalin; schliesslich Gase, besonders Kohlensäure.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Speichelsekretion.

Die Mundhöhle besitzt zwei Arten von Drüsen:

a) **Eiweissdrüsen** oder seröse Drüsen liefern ein schleimfreies Sekret. Hierher gehören die Parotis, bei manchen Tieren (Kaninchen) auch die Submaxillaris, und ein Teil der Drüsen der Mundhöhlenschleimhaut.

Die Zellen der Eiweissdrüsen zeigen in der Ruhe helles, spärlich feinkörniges Protoplasma und einen kleinen unregelmässig

zackigen Kern. Im Zustand der Thätigkeit sind die Zellen kleiner, die Menge der körnigen Substanz nimmt zu, die Kerne werden rundlicher.

b) **Schleimdrüsen** liefern ein mucinhaltiges Sekret; hierher gehören alle übrigen Drüsen ausser den Eiweissdrüsen.

Manche Drüsen, z. B. die Submaxillaris des Menschen, enthalten sowohl Eiweissdrüsenzellen als auch Schleimdrüsenzellen.

Die Schleimdrüsen lassen zwei Formen von Zellen erkennen:

1. Die Giannuzischen Halbmonde oder Randzellenkomplexe liegen an der Peripherie der Drüsenwand, es sind abgeplattete Zellen mit stark körnigem Protoplasma.

2. Die Schleimzellen reichen bis an das Lumen des Drüsenganges; ihr Protoplasma sieht wenig gekörnt, mehr hyalin aus.

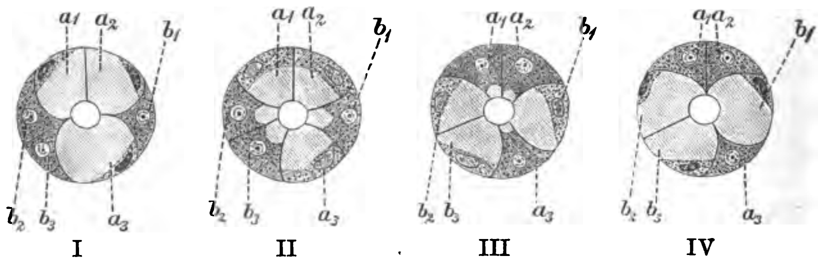


Fig. 3 (nach Stöhr). Schema der Entstehung der Halbmonde.

Diese beiden Zellformen sind jedoch Zellen derselben Art, aber in verschiedenen Sekretionsstadien. Die sekretgefüllten Schleimzellen a_1, a_2, a_3 (Fig. 3 I) drängen die sekretleeren Randzellen b_1, b_2, b_3 vom Drüsenlumen ab. Nach Entleerung des Sekrets werden die bisherigen Schleimzellen nun durch die jetzt mit Sekret sich füllenden Randzellen verdrängt und selbst in Randzellen umgewandelt (vergl. die Gestaltänderung der Zellen in den aufeinander folgenden Stadien II, III, IV der Fig. 3).

3. Einfluss des Nervensystems auf die Sekretion.

Die Speichelsekretion wird reflektorisch angeregt, wenn durch einen Bissen, besonders einen trockenen, die sensiblen Nerven der Mundhöhlenschleimhaut gereizt werden. Die Speichelsekretion ist also abhängig vom Nervensystem.

Die Sekretionsnerven der Submaxillaris und Sublingualis sind:

a) Fasern, die vom Facialis durch die Chorda tympani

zum Lingualis und mit diesem zu den Drüsen verlaufen. Ihre Reizung liefert ein reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung ein spärliches zähes Sekret liefert.

Die Chordafasern enthalten zugleich vasodilatatorische, die Sympathicusfasern vasokonstriktorische Fasern für die Gefässe der Drüsen.

Die Sekretionsnerven der Parotis sind:

a) Fasern, die vom Glossopharyngeus durch den Nervus Jacobsonii und Petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da durch den Auriculo-temporalis zur Drüse gehen; ihre Reizung liefert reichliches dünnflüssiges Sekret.

b) Fasern des Halssympathicus, deren Reizung auch hier spärliches dickflüssiges Sekret gibt.

Das Zentrum der Sekretionsnerven liegt im verlängerten Mark.

Die Drüsensekretion kann auf Nervenreizung hin noch erfolgen bei verbluteten Tieren, wenn also die Drüse gar nicht mehr mit Blut versorgt wird.

Einige Zeit nach Durchschneiden der sekretorischen Nerven fängt die Drüse an, beständig zu secernieren (paralytische Sekretion), bis sie schliesslich abstirbt und degeneriert. Die Ursache der paralytischen Sekretion ist noch nicht aufgeklärt.

Setzt man in den Ausführungsgang einer Drüse eine Kanüle, die man mit einem Manometer verbindet, so kann man den Druck messen, den das abgesonderte Sekret im Ausführungsgang erzeugt. Bei der Submaxillaris des Hundes kann der Druck nach Chordareizung über 200 mm Quecksilbersäule betragen, d. h. 100 mm mehr als der Blutdruck in den Gefässen der Drüse.

Das Sekret der Speicheldrüsen soll wärmer sein, als das zugeführte Blut. Die Speichelsekretion würde also unter Wärmebildung erfolgen.

Die thätige Drüse zeigt gewisse elektrische Erscheinungen, deren Bedeutung aber noch unbekannt ist.

§ 3. **Sekretion des Magensaftes.**

1. Zusammensetzung des Magensaftes.

Der Magensaft, das Sekret der Magendrüsen, ist eine klare, wasserhelle oder schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit von saurer Reaktion und 1,003—1,006 spez. Gewicht. Er enthält 0,29—0,60% Trockensubstanz, darunter 0,10—0,17% Asche.

Seine charakteristischen Bestandteile sind:

a) freie **Salzsäure**, beim Menschen bis zu 0,2%, beim Hunde etwas mehr;

Der Magensaft gibt folgende, für freie Salzsäure charakteristische Farbenreaktionen: Günzburgs Reagenz (2 g Phloroglucin, 1 g Vanillin in 30 g absol. Alkohol) mit Magensaft verdampft gibt eine rote Färbung; Methylviolett, sowie Kongorot werden durch Magensaft blau gefärbt.

b) **Pepsin,** ein Ferment, das in saurer Lösung Eiweiss und Leim verdaut. Seiner Zusammensetzung nach ist es ein eiweissartiger Körper. Die Vorstufe des Pepsins in den Magendrüsen ist das Pepsinogen, eine Substanz, die durch Sodalösung aus der Magenschleimhaut extrahiert werden kann und durch Behandeln mit Salzsäure in Pepsin übergeht;

c) **Lab,** ein Gerinnungsferment von unbekannter Zusammensetzung, das die Kaseïngerinnung der Milch bewirkt. Seine Vorstufe ist das Labzymogen, das durch Wasser aus der Magenschleimhaut extrahiert und durch Säurezusatz in Lab übergeführt werden kann.



Fig. 4. Anordnung der Belegzellen (a) u. Hauptzellen (b) in den Fundusdrüsen.

Der nüchterne Magen enthält keinen Magensaft, seine Schleimhaut ist mit Schleim überzogen.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Sekretion.

Die schlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut sind einzuteilen in:

a) Drüsen, die nur eine Art von Drüsenzellen enthalten; sie kommen nur am Pylorus vor und heissen daher **Pylorusdrüsen.**

b) Drüsen, die zwei Arten von Zellen enthalten und die im Fundus vorkommen: **Fundusdrüsen.**

Die Pylorusdrüsen besitzen zylindrische Zellen, die in einfacher Lage den Drüsengang bilden.

Die Fundusdrüsen besitzen auch solche zylindrische Zellen, die sogenannten **Hauptzellen** oder adelomorphen Zellen, dann aber noch die **Belegzellen** oder delomorphen Zellen, d. s. Zellen, die zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria einzeln liegen und keine zusammenhängende Lage bilden. Die Belegzellen sind von korbartig angeordneten Sekretkapillarschlingen umfasst, die in den Drüsengang münden.

Sowohl die Fundus- als die Pylorusdrüsen bilden Pepsin und Lab, weshalb die Zylinderzellen (Hauptzellen der Fundusdrüsen) als pepsin- und labsecernierende Zellen angesehen werden.

Die isolierte Pylorusportion sondert aber einen Magensaft ab, der nicht sauer ist. Da hier die Belegzellen fehlen, so ist vermutet worden, dass in den Belegzellen die Salzsäure secerniert wird.

Die morphologischen Veränderungen der Zellen bei der Thätigkeit bestehen darin, dass die im Hungerzustande körnigen grossen Hauptzellen zunächst noch grösser, dann in der 6.—9. Verdauungsstunde kleiner und heller werden, während die im Hungerzustand kleinen Belegzellen sich bei der Verdauung stark vergrössern.

Ueber die Art der Entstehung der charakteristischen Bestandteile des Magensaftes ist noch nichts Sicheres bekannt. Die beiden Fermente sind jedoch als Produkte der Drüsenzellen anzusehen.

Was die Bildung der Salzsäure anlangt, so ist es schwer verständlich, wie eine freie starke Säure bei der alkalischen Reaktion des Blutes und der Sekretionszellen entstehen kann. Man hat die Bildung zu erklären versucht durch Massenwirkung schwacher Säuren (z. B. Kohlensäure) auf die Chloride des Blutes. Gerade so wie unter der Massenwirkung der Kohlensäure im Blute aus Kochsalz Salzsäure frei wird, die in die Blutkörperchen übergeht (siehe S. 50), so könnte auch unter der Massenwirkung vielleicht der Kohlensäure in den Belegzellen Salzsäure frei werden.

Neuerdings wird behauptet, dass die Säure gar nicht in den Drüsenzellen entstehe, sondern in folgender Art aus den mit der Nahrung aufgenommenen Chloriden gebildet werde:

Durch das Auflösen in Wasser erfährt ein Teil des Kochsalzes der Nahrung eine Spaltung in Natrium- und Chlor-Ionen. Die freien Natrium-Ionen sollen sich im Magen durch Diffusion durch die Magenwand hindurch austauschen gegen freie Wasserstoff-Ionen des Blutes. Die Magenwand ist undurchlässig für die freien Chlor-Ionen, daher bleiben diese im Magen und geben mit den aus dem Blute stammenden Wasserstoff-Ionen die Salzsäurereaktion. Diese Ansicht stützt sich auf die Angaben: 1. dass die Zellen trotz der Salzsäurebildung alkalisch bleiben, 2. dass bei Abwesenheit von Chloriden im Mageninhalt keine freie Salzsäure entstehen soll, 3. dass die Alkalescenz des Blutes und auch des Harns nach Kochsalzgenuss vorübergehend erhöht wird.

3. Einfluss des Nervensystems auf die Sekretion.

Beobachtungen über die Sekretion des Magensaftes lassen sich leicht anstellen an Menschen und Tieren mit Magenfisteln.

Die Magensekretion beginnt, wenn ein Bissen geschluckt wird, und zwar auch dann, wenn der Bissen nicht in den Magen selbst gelangt, z. B. bei einem Tiere, dem eine Oesophagusfistel angelegt ist, durch die der Bissen wieder austritt. Diese Sekretion des Magensaftes bleibt aus nach Durchschneidung der Nervi vagi.

Die Sekretion ist abhängig von psychischen Einflüssen, denn sie beginnt auch dann, wenn man einem Tiere nur einen schmackhaften Bissen zeigt.

Auch nach Vagusdurchschneidung tritt noch Sekretion auf, wenn die Bissen in den Magen selbst gelangen. Ob diese Sekretion auf einem reflektorischen Vorgang, an dem aber der Vagus nicht be-

teiligt ist, oder auf direkter Reizung der Magendrüsen beruht, ist unbekannt.

Die Sekretion des Magensaftes wird demnach durch den Anblick von Speisen und durch das Schlucken eingeleitet und danach weiter unterhalten durch die genossenen, in den Magen gelangten Speisen.

§ 4. Sekretion des Pankreassaftes.

1. Zusammensetzung des Pankreassaftes.

Der aus frisch angelegten Fisteln des Ductus pancreaticus zu erhaltende Pankreassaft ist eine zähe, klare Flüssigkeit von spez. Gewicht 1,03, die infolge ihres Gehaltes an Natriumkarbonat (0,2 %) stark alkalisch reagiert und zuweilen spontan gerinnt. Besteht die



Fig. 5 (nach Heidenhain). Drüsenzellen des Pankreas in verschiedenen Stadien der Sekretion.

A: Erstes Stadium (6.—10. Stunde der Verdauung): die streifige Aussenzone ist viel breiter als die körnige Innenzone.
B: Zweites Stadium (10.—20. Stunde der Verdauung): die streifige Aussenzone ist verschmälert, die körnige Innenzone breiter.

Fistel längere Zeit, so wird das Sekret dünnflüssiger (spez. Gewicht 1,01).

Der Pankreassaft enthält bei frischer Fistel etwa 90 % Wasser, bei alter Fistel dagegen 98 %. Die Trockensubstanz enthält 0,6 bis 0,9 % Asche, ferner organische Substanzen, hauptsächlich Eiweiss (bei frischer Fistel bis zu 10 %). Das Sekret aus frischer Fistel ist oft so eiweissreich, dass es beim Erhitzen zu einer festen Masse gerinnt. Ferner enthält der Pankreassaft Leucin, Fett, Seifen in geringer Menge, sowie schliesslich folgende drei charakteristische Fermente:

a) ein diastatisches Ferment, das sich in seiner Wirkung auf Stärke wie das Speichelptyalin verhält;

b) Trypsin, ein Ferment, das Eiweiss in Proteosen spaltet. Die Vorstufe des Trypsins in der Pankreasdrüse ist das Trypsinogen,

das bei der Sekretion, sowie auch unter dem Einfluss von Sauerstoff oder von organischen Säuren in Trypsin verwandelt wird;

c) Steapsin, ein fettspaltendes Ferment, das die Neutralfette spaltet in Glycerin und freie Fettsäuren.

2. Morphologische Erscheinungen bei der Sekretion.

Die Zellen der Pankreasdrüse haben eine streifige Aussen- und körnige Innenzone. In der Thätigkeit wird die streifige Aussenzone verbreitert, die körnige Innenzone nimmt an Breite ab, beim Uebergang zur Ruhe findet das Umgekehrte statt (siehe Fig. 5). Die thätigen Zellen zeichnen sich durch schärfere, oft doppelt konturierte Grenzlinien besser voneinander ab, als die ruhenden.

3. Einfluss des Nervensystems auf die Sekretion.

Sekretorische Fasern für das Pankreas sollen im Vagus und im Sympathicus vorhanden sein.

Es wird angegeben, dass die Bauchspeicheldrüse bei Pflanzenfressern kontinuierlich, bei Fleischfressern periodisch nur nach Einführen von Speisen in den Magen secerniert.

Unter den Substanzen, die vom Magen aus reflektorisch Pankreassekretion veranlassen, werden hauptsächlich Säuren und Fette, ferner Gewürze genannt.

Ueber die Folgen der Exstirpation des Pankreas siehe Kapitel XI.

§ 5. Gallensekretion.

1. Zusammensetzung der Galle.

Die Galle, das Sekret der Leber, ist eine rotgelbe oder grüne, fadenziehende, intensiv bitter schmeckende Flüssigkeit, die etwa 1,5—3% Trockensubstanz enthält, wenn sie aus der Leber herausfliesst. Bei Nüchternheit fliesst die Galle nicht direkt in den Darm, sondern erst in die Gallenblase, wo sie durch Wasserresorption und Beimengung von Blasenschleim konzentrierter wird, so dass sie dann 16—17% Trockensubstanz enthalten kann. Ihre Tagesmenge beträgt beim erwachsenen Manne rund 1 Liter.

Charakteristische Bestandteile der Galle sind:

a) Glykocholsaures und taurocholsaures Natrium (etwa ein Drittel der Trockensubstanz). Beim Menschen überwiegt das glykocholsaure, beim Hunde das taurocholsaure Natrium.

Wird Galle mit Tierkohle zur Trockene verdampft, der Rückstand mit Alkohol extrahiert, das Extrakt mit viel Aether versetzt, so scheiden sich die gallensauren Salze in feinen Krystallnadeln ab (krystallisierte Galle). Ueber die Eigenschaften der Gallensäuren siehe S. 42.

teiligt ist, oder auf direkter Reizun… , zuweil
unbekannt.

Die Sekretion des Magensaft… ecit…
von Speisen und durch das Sc…
unterhalten durch die genos…

… im Einfluss von Sauer-
… verwandelt wird;
… in die Neutralfette
… Sekretion und

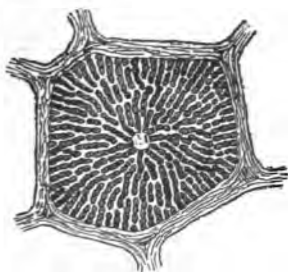
§ 4. …

1. Zusamme…
Der aus fri… …xtra…
erhaltende Par… Glykoge…
Gewicht 1,0… …st besonders …
stark alka…

… Leber teils in anorganischer, … as organisch gebundene Eisen findet s… , dem Hepatin und dem Ferratin. Im Hepatin … fest gebunden; Ferratin dagegen hat mehr den Charakter e… Eisenalbuminats, da sein Eisen schon durch Salzsäure abgespalten wird. Das Eisen der Leber stammt ebenso, wie die Gallenfarbstoffe, aus dem Hämoglobin der roten Blutkörperchen, die in der Leber zerstört werden. Das Eisen wird hauptsächlich durch die Darmwand, in geringen Mengen auch in der Galle und im Harn ausgeschieden.

3. Bau der Leber.

Die Drüsenzellen der Leber sind unregelmässig vieleckige Zellen mit körnigem Protoplasma und einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma enthält Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen, ferner bei gut gefütterten Tieren Glykogenschollen.


Fig. 6 (nach Heidenhain). Durchschnitt durch ein Leberläppchen des Schweines. Radiäre Anordnung der Leberzellen.

Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich konturiert; während der Verdauung sind sie grösser, im Zentrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen (Fig. 6) sieht man die Zellen zu Strängen, den Leberzellenbalken, angeordnet, die in radiärer Richtung von einer im Zentrum jedes Läppchens gelegenen Vene (Vena centralis) gegen die Peripherie ausstrahlen. Die auf dem Schnitt sichtbaren Stränge sind aber in Wirklichkeit nicht isolierte Zellstränge, da jede Zelle innerhalb des Balkens mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Verbindung steht.

Zwischen den Leberzellen liegen sowohl die feinsten Gallendrüsengänge (sogenannte Gallenkapillaren), als auch die Blutgefässkapillaren.

Die G ... der Regel sauer (durch saures Natriumphosphat),
na ar ... on viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzen-
einer ... Körper zu kohlensauren Salzen verbrennen,
ill ... Er reagiert ferner alkalisch zur Zeit der
... il infolge der Salzsäurebildung im Magen
... nimmt und der Alkaliüberschuss in den

... in dem bei längerem Stehen Fäulnis
... moniumkarbonat umgewandelt wird
... gierender Harn ist getrübt durch
... hlensauren alkalischen Erden, von
... arnsaurem Ammoniak.

... nd ... nge beträgt in der Regel
... z.
... ste der Leb
... ihre Kapillaren ... und zwar
... en. Die Lymphgefäss ... fwechsels: Harnstoff

4. Die Bedingungen ... saurer Alkalisalze),

Die Sekretion der Galle lässt ... thin, Ammoniak-
des Gallenganges. ... auf Harnstoff.

Die Gallenabsonderung findet ununte... k eingedampft,
3—5 Stunden und noch später nach Nahr... aurem Harn-
Die Zunahme der Sekretion bei der Verdauung sc... Harn mit
bierte Substanzen bewirkt zu werden, die direkt an ... en lässt.
Leberzellen wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus de... n Harn
kanal wieder resorbierten Gallenbestandteile (Gallensäuren) selbst.

Der Druck in den Gallengängen kann grösser sein, als der Druck ... ge- in der Pfortader, aber dennoch hängt auch die Gallensekretion vom ... r Blutdruck ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle secerniert, aber die Galle enthält dann mehr Trockensubstanz. Hemmend auf die Sekretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber infolge der Gefässkontraktion).

Sekretorische Nerven konnten für die Leber bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

5. Die Entleerung der Galle.

Die Galle wird aus der Leber herausbefördert durch den Druck des immer neu nachrückenden Sekrets. Der Ductus choledochus besitzt an seiner Einmündung in den Darm einen Sphinkter, der den Austritt der Galle regelt. Muskeln der Gallenblase und des Ductus choledochus tragen ferner zur Fortbewegung der Galle bei. Als Nerven für diese Muskeln werden Vagus und Splanchnicus angegeben.

Ist der Abfluss der Galle gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefässe und von da in das Blut über (Gelbsucht, Ikterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

b) Gallenfarbstoffe (Bilirubin, Biliverdin, zuweilen auch Hydrobilirubin, siehe S. 43).

Ferner enthält die Galle: Mucin, Cholesterin, Lecithin, Fett und Fettsäuren, Salze, hauptsächlich Natriumkarbonat und -phosphat, und etwas Eisen.

In der Blasengalle scheiden sich zuweilen feste Bestandteile als Gallensteine aus. Diese können bestehen aus Bilirubinkalk oder aus Cholesterin.

2. Chemie der Leber.

Die Leber ist die mächtigste Drüse unseres Körpers; ihr Gewicht beträgt etwa 1,5 kg. Sie enthält 30% Trockensubstanz, hauptsächlich Eiweiss (20%), ferner Fette, Extraktivstoffe und wechselnde Mengen Kohlehydrate in Form von Glykogen und Traubenzucker. Ihre Asche beträgt etwa 1% und ist besonders charakterisiert durch ihren hohen Gehalt an Eisen.

Das Eisen kommt in der Leber teils in anorganischer, teils in organischer Bindung vor. Das organisch gebundene Eisen findet sich in zwei Nucleoproteïden, dem Hepatin und dem Ferratin. Im Hepatin ist das Eisen sehr fest gebunden; Ferratin dagegen hat mehr den Charakter eines Eisenalbuminats, da sein Eisen schon durch Salzsäure abgespalten wird.

Das Eisen der Leber stammt ebenso, wie die Gallenfarbstoffe, aus dem Hämoglobin der roten Blutkörperchen, die in der Leber zerstört werden. Das Eisen wird hauptsächlich durch die Darmwand, in geringen Mengen auch in der Galle und im Harn ausgeschieden.

3. Bau der Leber.

Die Drüsenzellen der Leber sind unregelmässig vieleckige Zellen mit körnigem Protoplasma und einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma enthält Pigmentkörnchen und Fetttröpfchen, ferner bei gut gefütterten Tieren Glykogenschollen.

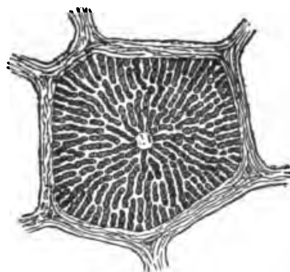


Fig. 6 (nach Heidenhain). Durchschnitt durch ein Leberläppchen des Schweines. Radiäre Anordnung der Leberzellen.

Im nüchternen Zustand sind die Zellen klein, trüb, undeutlich konturiert; während der Verdauung sind sie grösser, im Zentrum hell, in der Peripherie grobkörnig.

Auf dem Durchschnitt durch ein Leberläppchen (Fig. 6) sieht man die Zellen zu Strängen, den Leberzellenbalken, angeordnet, die in radiärer Richtung von einer im Zentrum jedes Läppchens gelegenen Vene (Vena centralis) gegen die Peripherie ausstrahlen. Die auf dem Schnitt sichtbaren Stränge sind aber in Wirklichkeit nicht isolierte Zellstränge, da jede Zelle innerhalb des Balkens mit anderen, die über oder unter der Ebene des Schnittes liegen, in Verbindung steht.

Zwischen den Leberzellen liegen sowohl die feinsten Gallendrüsengänge (sogenannte Gallenkapillaren), als auch die Blutgefässkapillaren.

Die Gallenkapillaren verhalten sich zu den Leberzellen, wie die Lumina anderer Drüsen zu den begrenzenden Drüsenzellen. Zur Begrenzung einer Gallenkapillare reichen allerdings schon zwei Leberzellen aus; die Kapillare kommt dadurch zu stande, dass die rinnenförmigen Vertiefungen auf der Oberfläche zweier aneinander grenzender Leberzellen zusammen den Drüsengang bilden. Jede Leberzelle beteiligt sich an der Bildung mehrerer Gallenkapillaren. Die Gallenkapillaren münden in die interlobulär verlaufenden Gallengänge.

Die Blutkapillaren stammen aus den interlobulär verlaufenden Pfortaderästen und gehen radiär im Leberläppchen zu der Zentralvene, die in die interlobulären Lebervenenäste führt. Die Blutkapillaren verlaufen auch zwischen den Leberzellen, aber so, dass an keiner Stelle Blutkapillaren und Gallenkapillaren direkt in Berührung kommen, sondern dass beide immer allseitig von Leberzellsubstanz umgeben sind. Zwischen Blutkapillaren und Gallenkapillaren liegt also immer Leberzellsubstanz.

Die Aeste der Leberarterie verzweigen sich nur im interlobulären Gewebe; ihre Kapillaren sammeln sich zu Venen, die in die Pfortaderäste münden. Die Lymphgefässe verlaufen in Begleitung der Pfortaderäste.

4. Die Bedingungen der Gallensekretion.

Die Sekretion der Galle lässt sich untersuchen an Tieren mit Fistel des Gallenganges.

Die Gallenabsonderung findet ununterbrochen statt, ist aber etwa 3—5 Stunden und noch später nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Die Zunahme der Sekretion bei der Verdauung scheint durch resorbierte Substanzen bewirkt zu werden, die direkt anregend auf die Leberzellen wirken, und zwar hauptsächlich durch die aus dem Darmkanal wieder resorbierten Gallenbestandteile (Gallensäuren) selbst.

Der Druck in den Gallengängen kann grösser sein, als der Druck in der Pfortader, aber dennoch hängt auch die Gallensekretion vom Blutdruck ab. Sinkt der Blutdruck, so wird weniger Galle secerniert, aber die Galle enthält dann mehr Trockensubstanz. Hemmend auf die Sekretion wirkt: Unterbindung von Pfortaderästen, Reizung des Rückenmarks und des Nervus splanchnicus (wegen verminderter Blutzufuhr zur Leber infolge der Gefässkontraktion).

Sekretorische Nerven konnten für die Leber bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

5. Die Entleerung der Galle.

Die Galle wird aus der Leber herausbefördert durch den Druck des immer neu nachrückenden Sekrets. Der Ductus choledochus besitzt an seiner Einmündung in den Darm einen Sphinkter, der den Austritt der Galle regelt. Muskeln der Gallenblase und des Ductus choledochus tragen ferner zur Fortbewegung der Galle bei. Als Nerven für diese Muskeln werden Vagus und Splanchnicus angegeben.

Ist der Abfluss der Galle gehindert, so tritt Galle in die Lymphgefässe und von da in das Blut über (Gelbsucht, Ikterus). Die Galle wird dann durch die Nieren ausgeschieden.

§ 6. **Sekretion des Darmsaftes.**

Um die Sekretion der Darmdrüsen zu untersuchen, legt man bei einem Tiere eine Darmfistel an, d. h. man schaltet ein Stück Darm so aus, dass es mit dem Mesenterium noch verbunden ist und näht die beiden Enden des isolierten Stückes in die Hautwunde ein, oder auch nur das eine Ende, während das andere Ende geschlossen wird. Der übrige Darm wird durch Darmnaht wieder vereinigt.

1. Zusammensetzung des Darmsaftes.

Der Dünndarmsaft ist eine farblose, alkalisch reagierende Flüssigkeit von 1,007 spez. Gewicht. Er enthält ausser Salzen etwas Eiweiss, ferner ein diastatisches und ein invertierendes Ferment, nach Angabe einiger Autoren auch ein eiweissspaltendes Ferment.

Der Dickdarm liefert ein schleimiges Sekret ohne Fermente.

2. Die Sekretionsbedingungen.

Der Darmsaft ist das Sekret der Brunnerschen Drüsen im Duodenum und der Lieberkühnschen Drüsen im ganzen Darm.

Ueber das Sekret der Brunnerschen Drüsen und ihre Sekretionsbedingungen ist fast nichts bekannt.

Die Lieberkühnschen Drüsen des Dünndarms sind einfach tubulös gebaut und stehen dicht gedrängt in der Dünndarmschleimhaut zwischen den Zotten derselben. Sie sondern den Darmsaft ab, der das diastatische Ferment enthält.

Die Sekretion erfolgt, wenn die Darmschleimhaut direkt gereizt wird, sowie reflektorisch nach Nahrungsaufnahme; denn sie tritt auch in solchen Teilen des Darms ein, auf die der Reiz nicht direkt gewirkt hat, ist also abhängig vom Nervensystem. Die sekretorischen Nerven sind aber nicht bekannt.

Die schleimabsondernden Dickdarmdrüsen enthalten viele schleimbildende Becherzellen, während Becherzellen in den Dünndarmdrüsen nur vereinzelt vorkommen.

Die Darmdrüsen dienen auch der Regeneration des Epithels der Darmzotten. In den Darmdrüsen werden durch mitotische Teilung fortwährend neue Zellen gebildet, die zum Ersatz der auf der freien Schleimhautoberfläche zu Grunde gehenden Epithelzellen in die Höhe rücken.

§ 7. **Harnsekretion.**

1. Zusammensetzung des Harns.

Der Harn, das Sekret der Nieren, ist beim Menschen eine gelb bis rotbraun gefärbte Flüssigkeit vom spez. Gewicht 1,017—1,040.

Seine Reaktion ist in der Regel sauer (durch saures Natriumphosphat), nur nach Aufnahme von viel vegetabilischer Nahrung mit pflanzensauren Salzen, die im Körper zu kohlensauren Salzen verbrennen, neutral oder alkalisch. Er reagiert ferner alkalisch zur Zeit der regsten Magenverdauung, weil infolge der Salzsäurebildung im Magen die Alkalescenz des Blutes zunimmt und der Alkaliüberschuss in den Harn übergeht.

Alkalisch reagiert auch Harn, in dem bei längerem Stehen Fäulnis eingetreten ist, wobei Harnstoff in Ammoniumkarbonat umgewandelt wird (alkalische Harngärung). Alkalisch reagierender Harn ist getrübt durch Niederschläge von phosphorsauren und kohlensauren alkalischen Erden, von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia und harnsaurem Ammoniak.

Die täglich ausgeschiedene Harnmenge beträgt in der Regel etwa 1,5 Liter.

Der Harn enthält 4% Trockensubstanz, und zwar

a) stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels: Harnstoff 2,3% (35 g täglich), Harnsäure (0,05%, in Form saurer Alkalisalze), Hippursäure, Kreatinin (0,05%), Xanthin, Hypoxanthin, Ammoniaksalze (0,04%). Vom Harnstickstoff entfallen 83—86% auf Harnstoff.

Zur Darstellung des Harnstoffs aus Harn wird dieser stark eingedampft, mit Salpetersäure versetzt, wobei sich Krystalle von salpetersaurem Harnstoff abscheiden (siehe S. 37).

Die Harnsäure scheidet sich krystallinisch aus, wenn man Harn mit 1/10 seines Volums konzentrierter Salzsäure versetzt in Kälte stehen lässt. Diese Ausscheidung findet in sehr konzentriertem und stark sauerem Harn auch ohne Salzsäurezusatz statt (Sedimentum lateritium, siehe S. 39).

b) Salze etwa 1,5%, hauptsächlich Kochsalz etwa 1%, in geringeren Mengen Phosphate und Sulfate, Spuren von Oxalaten; unter den Basen ausser Natron noch Kali, Magnesia, Kalk und in Spuren Eisen.

Ausser in den Sulfaten findet sich die Schwefelsäure des Harns als Aetherschwefelsäure mit Benzolderivaten verbunden vor, z. B. als:

Phenolschwefelsäure	$C_6H_5 . O . SO_2 . OH$
Kresolschwefelsäure	$C_7H_7 . O . SO_2 . OH$
Indoxylschwefelsäure oder Harnindican	$C_8H_6N . O . SO_2 . OH$
Skatoxylschwefelsäure	$C_9H_8N . O . SO_2 . OH$

Zum Nachweis des Indican wird Harn mit gleicher Menge konz. Salzsäure und sehr wenig Chlorkalklösung versetzt; es entsteht Indigo, der mit Chloroform ausgeschüttelt werden kann.

Die Benzolderivate, mit denen sich die Schwefelsäure paart, stammen aus dem Darm, wo sie bei der Eiweissfäulnis entstehen: Phenole, Indol und Skatol, welch letztere nach der Aufnahme in den Körper zu Indoxyl und Skatoxyl oxydiert werden. Bei der Eiweissfäulnis im Darm entstehen ferner aromatische Oxysäuren (Oxyphenylessigsäure, Oxyphenylpropionsäure), die in den Körper gelangen und durch den Harn ausgeschieden werden.

c) Harnfarbstoffe in geringen Mengen, darunter zuweilen Urobilin, das mit Hydrobilirubin identisch sein soll.

Schliesslich finden sich im Harn Gase, hauptsächlich Kohlensäure, sowie Spuren von Stickstoff und Sauerstoff.

Bei gewissen Krankheiten, z. B. beim Diabetes, enthält der Harn Traubenzucker, Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure; bei Nierenentzündungen Eiweiss; bei Ikterus Gallenfarbstoffe und -säuren; bei Hämaturie Blutfarbstoff.

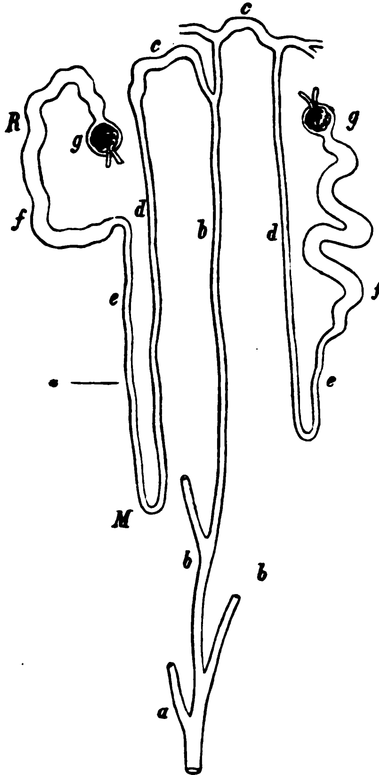


Fig. 7. Schema des Harnkanälchenverlaufes.

2. Bau der Niere.

Die Niere besteht aus der gleichartig dunkel aussehenden Rinde und dem radiär gestreiften Mark, das mit einer Anzahl Malpighischer oder Mark-Pyramiden in das Nierenbecken ragt.

Die Harnkanälchen sind in der Rinde gewundene (Tubuli contorti), in dem Mark gerade gestreckte (Tubuli recti) Drüsengänge. Jedes Harnkanälchen beginnt in der Rinde (R, Fig. 7) mit einer kugligen Auftreibung, dem Malpighischen Körperchen (g), setzt sich fort in das gewundene Harnkanälchen f. Dieses geht in einen gestreckten, im Mark M liegenden Teil über, der anfangs nach dem Nierenbecken zu (e) verläuft, dann umbiegt und so die Henlesche Schleife bildet. Der aufsteigende Schenkel der Schleife d geht in ein gewundenes Schaltstück (c) über, das wieder nach dem Nierenbecken zu umbiegt und in ein gerades Sammelröhrchen b sich fortsetzt. Die Sammelröhrchen vereinigen sich zu Röhren (a), die in den Markpyramidenspitzen in das Nierenbecken ausmünden. Die in der Rinde liegenden Teile der Henleschen Schleifen und Sammelröhrchen heissen Markstrahlen.

Die Malpighischen Körperchen bestehen aus einem Gefässknäuel, dem Glomerulus (g), der in das sackförmig erweiterte blinde Anfangsstück des Harnkanälchens, die Glomeruluskapsel, so eingestülpt ist, dass er von der Kapsel fast ganz umfasst wird. Das dem Gefässknäuel anliegende Blatt der Glomeruluskapsel besteht bei jüngeren Individuen aus kubischen, bei älteren aus abgeplatteten Zellen. Das äussere Blatt besteht aus platten vieleckigen Zellen.

Das äussere Blatt der Glomeruluskapsel setzt sich in die Wand des gewundenen Kanälchens fort und besteht hier aus Zellen mit körnigem Protoplasma, das radiär (zum Drüsenlumen) gestreift ist. Die Henlesche Schleife, die gewundenen Schaltstücke und die Sammelröhrchen sind mit mehr weniger hohen cylindrischen Epithelzellen ausgekleidet.

Die Harnkanälchen liegen im interstitiellen Bindegewebe, das auch die Gefässe trägt.

Die Zweige der Arteria renalis gehen vom Hilus bis zur Grenze zwischen Rinde und Mark vor (a, Fig. 8) und geben von hier aus Aeste ab, die radiär nach aussen verlaufen (b) und Zweige entsenden, von denen jeder zu einem Glomerulus (c) geht. Der Arterienast endigt nach Abgabe der Glomeruluszweige schliesslich in den Kapillaren der äussersten Rindenschicht (d).

Jeder Glomerulus entsteht dadurch, dass die zuführende Arterie (Vas afferens) sich in eine Anzahl von Gefässschlingen teilt, die den Gefässknäuel bilden und dann sich wieder zu einem arteriellen Gefäss, dem Vas efferens (i) vereinigen, welch letzteres aus dem Glomerulus austritt, und sich nun erst in Kapillaren auflöst. Das Kapillarnetz der Rinde bildet um die gewundenen Harnkanälchen runde (g), in den Markstrahlen gestreckte Maschen (f). In die Marksubstanz gehen teils aus den Vasa afferentia der tiefsten Glomeruli, teils direkt aus den Nierenarterienästen die Arteriolae rectae (k), die im Mark in gestreckte Kapillaren, an den Papillen (m) in ein rundmaschiges Kapillarnetz übergehen. Die Kapillaren der Rinde gehen über in radiär verlaufende Venen (h), in die auch die feinsten Venen des Marks (l) münden.

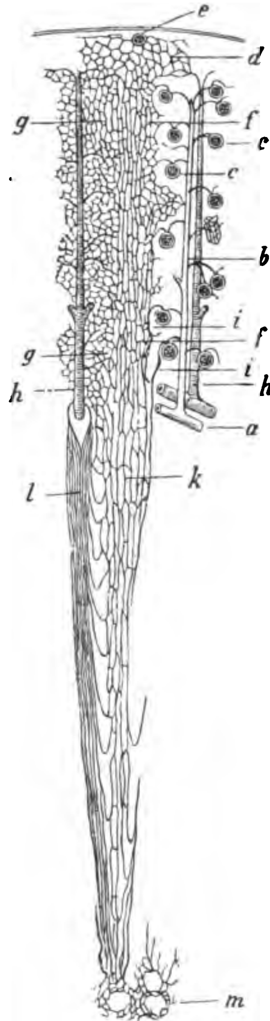


Fig. 8. Schema der Nierengefässe.

3. Bedingungen der Harnsekretion.

a) Die Menge des secernierten Harns ist abhängig vom Druck in der Nierenarterie; sie nimmt ab, wenn z. B. nach Blutentziehung der Blutdruck sinkt; sie nimmt zu, wenn z. B. durch Zubinden anderer Gefässe der Druck in den Nierenarterien erhöht wird.

Erschwerung des venösen Abflusses (venöse Stauung) setzt die Harnsekretion herab, was dadurch bedingt zu sein scheint, dass die Harnkanälchen von den stark erweiterten Kapillaren und kleinsten Venen komprimiert werden.

b) Die Harnabsonderung stockt längere Zeit hindurch ganz, wenn man die Blutzufuhr zur Niere durch Kompression der Nierenarterie nur für wenige Minuten unterbricht.

c) Es gibt gewisse Mittel, die, in den Körper eingeführt, die Harnsekretion steigern, z. B. Wasser, Harnstoff, Kochsalz, Natronsalpeter, Koffeïn, Traubenzucker. Die Wirkung dieser harntreibenden Mittel tritt auch noch auf, wenn die Harnabsonderung wegen zu niedrigen Blutdrucks ganz aufgehört hat. Anderseits gibt es Mittel, die die Harnsekretion hemmen, z. B. Atropin.

d) Ein Einfluss des Nervensystems auf die Nierensekretion — abgesehen von dem indirekten Einfluss der vasomotorischen Nerven — hat sich bisher nicht feststellen lassen.

Trotz der Abhängigkeit vom Blutdruck kann die Harnsekretion nicht lediglich auf Filtration der Blutflüssigkeit durch die Wand der Harnkanälchen beruhen, aus folgenden Gründen:

1. Die Zusammensetzung des Harns ist quantitativ anders, als die der eiweissfreien Blutflüssigkeit. Viele Substanzen (z. B. Harnstoff) kommen im Harn in weit grösseren Mengen vor, als im Blut.

2. Die schädigende Wirkung des Nierenarterienverschlusses wäre bei einem Filtrationsvorgang nicht begreiflich.

Es muss daher die Harnsekretion auf einer besonderen Thätigkeit der Drüsenzellen beruhen. Die Drüsenzellen werden durch die kurze Hemmung der Blutzufuhr (durch Arterienkompression) für einige Zeit gelähmt, so dass sie nicht mehr secernieren können. Die harntreibenden Mittel regen, soweit sie nicht durch Veränderung des Blutdrucks wirken, die Thätigkeit der Zellen direkt an.

Nach der zur Zeit herrschenden Theorie erfolgt die Nierensekretion so, dass durch die Zellen der Glomeruluskapsel vorwiegend das Wasser, durch die Zellen der gewundenen Harnkanälchen die Trockensubstanzen des Harns abgesondert werden und dass auf dem Wege durch die Harnkanälchen das Sekret durch Wasserentziehung noch eingedickt wird.

Diese Annahme stützt sich auf die Beobachtung, dass indigschwefelsaures Natrium, das in das Blut eingespritzt in den Harn übergeht, sich bei seiner Ausscheidung nur im Inneren der Zellen der gewundenen Harnkanälchen und weiter abwärts im Lumen der Harnkanälchen selbst findet, niemals in den Zellen der Glomeruluskapseln.

Die meisten der im Harn ausgeschiedenen Substanzen werden nicht erst in der Niere gebildet, sondern in anderen Organen, und

durch das Blut den Nieren zugeführt, um von diesen ausgeschieden zu werden. Manche Bestandteile des Harns können aber auch vom Nierenparenchym selbst gebildet werden, z. B. Hippursäure. Die Thatsache, dass das Nierenvenenblut venös ist und dass der ausgeschiedene Harn oft wärmer gefunden wird, als das in die Nieren einströmende Blut, weist übrigens darauf hin, dass in der Niere doch lebhafte Oxydationsprozesse sich abspielen.

Ausser den in der Norm durch die Nieren ausgeschiedenen Stoffwechselendprodukten kommen hier auch Stoffe zur Ausscheidung, die zwar normale Bestandteile des Organismus sind, aber aus irgend einem Grund in zu grosser Menge im Blut angesammelt waren (z. B. viele Salze, Traubenzucker bei Glykosurie), ferner Stoffe, die dem Körper fremdartig sind (z. B. Arzneistoffe: Jodkali, Salicylsäure, Santonin u. a.).

4. Harnentleerung.

Aus den Harnkanälchen wird der Harn durch nachrückendes Sekret in das Nierenbecken getrieben. Aus den Nierenbecken gelangt der Harn durch peristaltische Bewegungen der beiden Ureteren in die Harnblase. Die Harnblase ist verschlossen durch den Tonus des Sphincter vesicae. Bei der Blasenentleerung erfolgt Nachlass des Sphinktertonus und Kontraktion des die Blase verengernden Detrusor urinae. Die Nerven für die Blasenmuskeln verlaufen in den Kreuzbeinnerven, Lendennerven und im Sympathicus zur Blase. Ihr Zentrum liegt im Lendenmark.

§ 8. **Schweisssekretion.**

1. Zusammensetzung des Schweisses.

Der Schweiss ist eine klare, ungefärbte Flüssigkeit von 1,003 bis 1,006 spez. Gewicht, von Reaktion sauer, neutral oder alkalisch, von salzigem Geschmack, eigenartigem Geruch.

Er enthält 0,91—0,85 % Trockensubstanz, und zwar Salze 0,65 %, hauptsächlich NaCl, organische Substanzen 0,24 %, darunter Harnstoff 0,12 %.

Die Menge des täglich ausgeschiedenen Schweisses ist sehr verschieden. Die Schweisssekretion hängt mit der Wärmeregulation zusammen (siehe Kapitel XIII).

2. Bedingungen der Schweisssekretion.

Die Schweissdrüsen sind lange unverästelte Röhrchen, die an ihrem unteren Ende einen rundlichen Knäuel von 0,3—0,7 mm

Durchmesser bilden. Der Knäuel ist ein vielfach gewundener Kanal mit einer einfachen Lage kubischer Zellen.

Die Schweisssekretion ist abhängig vom Nervensystem. Bei Reizung des Ischiadicus oder Brachialis der Katze ist Schweisssekretion der Pfote beobachtet worden.

Auch die Schweisssekretion beruht nicht einfach auf Filtration der Blutflüssigkeit, sondern auf spezifischer Drüsenthätigkeit, weil sie nicht fortwährend vor sich geht und überdies in einem amputierten Beine durch Nervenreizung noch 20 Minuten nach der Amputation hervorgerufen werden kann.

Die Schweissnerven verlaufen zuerst nach Austritt aus dem Rückenmark in sympathischen Bahnen und gesellen sich erst dann den Extremitätennerven zu.

Zentren für die Schweisssekretion sollen im Rückenmark liegen, denn nach Durchschneidung des Halsmarks wird bei Katzen durch Hitze oder Dyspnoë noch Schweisssekretion in den Hinterpfoten hervorgerufen.

Ein dominierendes allgemeines Schweisszentrum wird in der Medulla oblongata angenommen. Die Schweisssekretion wird veranlasst durch Temperaturerhöhung, Erstickung, Gifte (Pilokarpin), sowie durch psychische Einflüsse (Angstschweiss). Atropin wirkt hemmend auf die Sekretion.

§ 9. **Sekretion des Hauttalgs.**

Der Hauttalg ist eine fettige Masse, die hauptsächlich aus Cholesterinestern der Fettsäuren besteht. Ueber die Zusammensetzung ist sonst noch wenig bekannt. Durch den Hauttalg werden Haut und Haare geschmeidig gemacht.

Die Hauttalgdrüsen bestehen aus einem Drüsenkörper, der aus einer Anzahl von Säckchen gebildet ist. Die Zellen der Drüsensäckchen sind aussen niedrige kubische Zellen, innen grosse rundliche Zellen, die den Drüsensack ganz ausfüllen und die durch ihren Zerfall das Sekret bilden. Der vom Drüsenkörper nach aussen führende Drüsengang wird von einer Fortsetzung der äusseren Wurzelscheide des Haares, also von geschichtetem Plattenepithel gebildet.

Ueber einen Einfluss des Nervensystems auf die Talgsekretion ist nichts bekannt.

§ 10. Thränensekretion.

Die Thränen sind eine wasserhelle, alkalisch reagierende, salzig schmeckende Flüssigkeit. Sie enthalten etwa 1 % feste Bestandteile, hauptsächlich Salze (Kochsalz). Auch Eiweiss kommt in geringen Mengen in ihnen vor.

Die Thränendrüse ist wie die Eiweissdrüsen der Mundhöhle gebaut. Die Thränen werden fortwährend abgesondert. Ihre Sekretion steht jedoch unter dem Einfluss des Nervensystems; sie wird verstärkt durch psychische Einflüsse (Weinen), ferner reflektorisch, durch Fremdkörper in der Conjunctiva oder durch starke Belichtung des Auges.

Sekretionsnerven verlaufen im Nervus lacrymalis, im Nervus subcutaneus malae und im Halssympathicus.

Die Thränen strömen aus den Ausführungsgängen der Thränendrüse am äusseren Augenwinkel aus, fliessen im Konjunktivalsack nach dem inneren Augenwinkel und halten dadurch die Cornea und Conjunctiva feucht; sie entfernen auch auf diese Weise fremde Substanzen aus dem Konjunktivalsack. Im inneren Augenwinkel werden sie durch die Thränenpunkte der Carunculae lacrymales aufgesogen und durch den Canalis naso-lacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet.

§ 11. Milchsekretion.

1. Zusammensetzung der Milch.

Die Milch ist eine weisse undurchsichtige Flüssigkeit von amphoterer Reaktion, schwach süssem Geschmack und 1,028—1,034 spez. Gewicht. Sie stellt eine Fettemulsion dar, in der das Fett in feinste, mit Kaseïnhüllen umgebene Tröpfchen von 1,5—5 μ Durchmesser verteilt ist. Die allseitige Reflexion des Lichtes an den Fettkügelchen bedingt die weisse Farbe und die Undurchsichtigkeit der Milch.

Die Milch enthält 13,0 % Trockensubstanz. Der Gehalt an Trockensubstanz ist bei jungen Frauen grösser als bei älteren. Die Trockensubstanzen sind:

a) Eiweissstoffe (2,5 %),

hauptsächlich das Nucleoproteïd Kaseïn, das bei der Labgerinnung gespalten wird in Parakaseïn, einen Eiweisskörper, der sich mit Kalksalzen zu unlöslichen Doppelsalzen verbindet (Käse) und in einen in Lösung bleibenden Eiweisskörper (Molkeneiweiss).

Neben Kaseïn kommen in der Milch in geringeren Mengen noch zwei durch Hitze koagulierbare Eiweisskörper vor: Laktalbumin und Laktglobulin.

b) Kohlehydrate (6 %) und zwar Milchzucker (siehe S. 18). Beim Stehen der Milch geht der Milchzucker unter dem Einfluss des Bacterium lactis die Milchsäuregärung ein. Die dabei gebildete Milchsäure bewirkt Fällung des Kaseïns (saure Gerinnung).

c) Fette (4,0 %, in feinster Emulsion verteilt. Es kommen ausser den Glyceriden der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure auch noch solche der niederen Fettsäuren (Buttersäure, Kapron-, Kaprylsäure) vor. Beim Stehen der Milch steigen die spezifisch leichten Fettkügelchen nach oben und bilden hier die Rahmschicht.

d) Cholesterin, Lecithin und ein gelber Farbstoff in geringen Mengen.

Ausserdem soll die Milch Zitronensäure in merklichen Mengen enthalten, die ebenfalls ein Produkt der Drüsenzellthätigkeit wäre.

e) Salze (0,5 %), vor allem Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, wenig Chlornatrium, sehr wenig Magnesiumsulfat, und Eisen in Spuren. Das Calciumphosphat kommt teils als saures Salz gelöst, teils als neutrales Salz ungelöst suspendiert in der Milch vor.

Ferner enthält die Milch Gase, hauptsächlich Kohlensäure, weniger Stickstoff und Sauerstoff.

2. Bedingungen der Milchsekretion.

Die Milchsekretion erfolgt nur in der Laktationsperiode, deren Dauer etwa 10 Monate beträgt.

Die Milchdrüse besteht aus 15—20 einzelnen tubulösen Drüsen, von denen jede einen auf die Brustwarze mündenden Ausführungsgang hat, der kurz vor seiner Mündung sich sackförmig erweitert.

Die Ausführungsgänge haben eine Wand von Zylinderepithel. Die eigentlichen Drüsenzellen bilden eine einfache Lage von Epithelzellen, deren Höhe sehr wechselt; sie sind niedrig, wenn der Drüsengang mit Sekret gefüllt ist, kubisch zylindrisch bei leerem Drüsengang; in letzterem Falle enthalten sie zahlreiche Fetttropfen. Die Drüsenzellen gehen bei der Sekretion nicht zu Grunde, bilden also nur das Sekret und sondern es ab.

In den ersten Tagen nach der Geburt finden sich in der Milch die sogenannten Kolostrumkörperchen, kernhaltige Zellrudimente mit vielen Fetttröpfchen.

Das Nervensystem hat Einfluss auf die Milchsekretion, denn durch Gemütsbewegungen kann Menge und Beschaffenheit der Milch

verändert werden. Die Angaben über sekretorische Nerven sind aber noch widersprechend.

Die Nahrung hat Einfluss auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Eiweissnahrung vermehrt den Eiweiss- und Fettgehalt, Kohlehydratnahrung den Milchzuckergehalt der Milch. Fettnahrung dagegen steigert den Fettgehalt der Milch nicht. Kaseïn und Milchzucker müssen erst in der Milchdrüse gebildet werden, denn sie kommen im Blute nicht vor.

Häufige Entleerung der Milch aus der Drüse durch Anlegen des Säuglings oder durch Melken steigert die Milchsekretion.

Kapitel VIII. **Nahrung.**

§ 1. **Nahrungsstoffe.**

Nahrungsstoffe sind Stoffe, die der Körper aufnehmen muss, um sich auf seinem materiellen Bestand zu erhalten, d. s. also Stoffe, aus denen er die durch die Lebensprozesse veränderten oder verbrauchten Bestandteile neubilden, ergänzen und ersetzen kann.

Die Nahrungsstoffe werden eingeteilt in:

1. Kraftlose, d. s. Nahrungsstoffe, die dem Körper keine zu seinen Leistungen verwertbare Kraft zuführen (Wasser, Salze).

2. Kraftliefernde, d. s. spannkraftreiche Substanzen, die bei ihrer physiologischen Verbrennung dem Körper die Kraft zu seinen Leistungen liefern, und zwar:

a) stickstoffhaltige: Eiweiss;

b) stickstofffreie: Kohlehydrate und Fette.

Die kraftliefernden Nahrungsstoffe pflegt man auch Nahrungsstoffe im engeren Sinne zu nennen.

Zu den kraftliefernden Nahrungsstoffen gehört streng genommen auch der eingeatmete Sauerstoff, weil nur durch die chemische Vereinigung der genannten kraftliefernden Stoffe mit dem Sauerstoff die chemischen Spannkräfte frei werden, die den Organismus zu seinen Leistungen befähigen.

Das eingeführte **Wasser** dient zum Ersatz des durch die Sekrete, den Kot und die Exspirationsluft ausgeschiedenen Wassers. Das im Körper selbst durch Verbrennung der wasserstoffhaltigen organischen Substanzen entstehende Wasser (etwa 350 cm^3 in

24 Stunden) kann nur einen kleinen Teil dieses Wasserverlustes decken, da der erwachsene Mann hierzu täglich 2—2,5 Liter Wasser bedarf. Die Grösse des Wasserbedarfs richtet sich nach der Grösse der Wasserabgabe durch Harn, Schweiss und Exspirationsluft.

Die zur Ernährung nötigen **Salze** ersetzen zum Teil die aus den Gewebsflüssigkeiten durch die Ausscheidungsorgane entfernten Salze, zum Teil aber beteiligen sie sich auch am Aufbau gewisser organischer Substanzen (Nucleïne, Hämoglobin). Zu den Nährsalzen gehören:

Alkaliphosphate, sind beteiligt beim Aufbau der Gewebe. Nur bei Gegenwart von Kaliumphosphat kann sich die Zellsubstanz regenerieren.

Calcium- und Magnesiumphosphat, dienen hauptsächlich zum Aufbau des Skeletts.

Eisensalze, dienen zur Bildung des roten Blutfarbstoffs.

Der Bedarf an Eisen scheint allerdings in der Regel durch organisch gebundenes Eisen (eisenhaltige Nucleoalbumine), das zusammen mit den anderen Nahrungsstoffen in den Nahrungsmitteln vorkommt, so vollständig gedeckt zu werden, dass daneben ein Bedarf an Eisensalzen nicht mehr besteht.

Die bisher genannten Nährsalze sind schon in den gewöhnlich aufgenommenen Nahrungsmitteln in hinreichender Menge enthalten, so dass sie der Nahrung nicht besonders zugesetzt werden müssen. Anders verhält sich in dieser Hinsicht das

Kochsalz, das nicht nur zum Ersatz des aus den Körperflüssigkeiten an die Sekrete abgegebenen Kochsalzes dient, sondern zugleich ein Genussmittel (siehe S. 99) ist, und deshalb in grösserer Menge aufgenommen wird, als dem eigentlichen Kochsalzbedarf entspricht. Kochsalz wird der Nahrung zugesetzt. Die durchschnittliche Kochsalzzufuhr für einen erwachsenen Mann beträgt etwa 17 g, der eigentliche Kochsalzbedarf dagegen nur etwa 2 g.

Das Bedürfnis der Kochsalzaufnahme ist bei Völkerschaften, die Vegetarier sind (Neger), grösser, als bei Fleisch essenden Völkern (Samojeden, Tungusen). Die Ursache dieser Erscheinung wird gesucht in dem grossen Gehalt der Vegetabilien an Kalisalzen. Das kohlensaure Kalium geht im Körper mit dem Chlornatrium eine Umsetzung ein, so dass Natriumkarbonat und Chlorkalium entsteht. Das Blut sucht sich dieser Substanzen durch die Nieren zu entledigen. So würde durch die Kalisalze die Ausfuhr von Chlor und Natrium gesteigert werden und es müsste in der Nahrung mehr Chlor und Natrium aufgenommen werden.

Die Nährsalze ersetzen nicht nur die gleichartigen Salze des Körpers, sondern sie dienen auch zur Bildung anderer im Organismus

vorhandener Salze, die nicht als solche in der Nahrung aufgenommen werden (z. B. der Alkalikarbonate).

Anhaltender Mangel an Salzen in der Nahrung (Salzhunger) bei sonst ausreichender Ernährung bewirkt nach einiger Zeit den Tod.

Von den brennbaren Nahrungsstoffen dient das **Eiweiss** zum Ersatz des bei der physiologischen Verbrennung zerstörten Körpereiweiss. Es gibt keine andere stickstoffhaltige organische Substanz, die, dem Körper zugeführt, ihn auf seinem Eiweissbestand zu erhalten vermag, ausser Eiweiss selbst. Das Eiweiss ist daher die zur Gewebsbildung unbedingt notwendige Substanz. Aber nicht einmal alle Eiweissstoffe sind dazu im stande, denn die Albuminoide (Leim) können das Eiweiss des Körpers nicht vollständig ersetzen. Im übrigen scheinen die verschiedenen echten Eiweissstoffe (Proteïne, Proteïde, Proteosen) für den Ersatz des Körpereiweiss bei der Ernährung alle gleichwertig zu sein. Jedenfalls ist es nicht notwendig, dass dieselben Eiweissarten, die sich im Körper finden, auch in der Nahrung zugeführt werden. So entsteht z. B. Hämoglobin, Nucleoalbumin im Körper zweifellos aus anderen Eiweissstoffen durch Verbindung mit Eisen oder Phosphorsäure. Die Albuminoide des Körpers entstehen übrigens auch aus den echten Eiweissstoffen, nicht etwa aus den Albuminoiden der Nahrung.

Das Eiweiss enthält sämtliche, zum Ersatz der organischen Substanzen des Körpers nötigen Elemente, Fette und Kohlehydrate nur einen Teil, nämlich nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Deshalb müsste das Eiweiss allein genügen, den Bedarf des Körpers an brennbaren Nahrungsstoffen zu decken. Thatsächlich kann man die Fleischfresser mit Eiweiss allein ernähren. Der Mensch und die Pflanzenfresser lassen sich freilich nicht auf die Dauer nur mit Eiweiss ernähren, weil so viel Eiweiss, wie dem Nahrungsbedürfnis entspräche, nicht verdaut werden kann.

Die **Fette** und **Kohlehydrate** dienen als Brennmaterial, das dem Körper Kraft zur Wärmebildung und Arbeitsleistung liefert. Die gleiche Bedeutung kommt im Stoffwechsel auch dem L e i m zu. Man nimmt vielfach an, dass das Fett vorwiegend der Wärmebildung, die Kohlehydrate der Arbeitsleistung dienen, doch besteht in dieser Hinsicht wohl kein durchgreifender Unterschied zwischen beiden.

Da die Ernährung mit Eiweiss allein wenigstens theoretisch möglich ist, so kann man die Grösse des **Nahrungsbedürfnisses** an

kraftliefernden Nahrungsstoffen angeben durch die zur Ernährung nötige Menge Eiweiss. Für einen Mann von 70 kg Gewicht müsste diese Menge täglich etwa 700 g betragen.

Ein Teil dieses Nahrungsbedürfnisses muss durch Eiweiss gedeckt werden. Dieser Teil heisst **unentbehrliches Eiweiss**; er darf auf etwa 70 g täglich geschätzt werden. Man hat wohl beobachtet, dass der Körper mit viel weniger Eiweiss auskam (40 g täglich), indes erstreckten sich solche Versuche nur über sehr kurze Zeit, so dass es doch fraglich ist, ob der Körper auf die Dauer mit so wenig Eiweiss auskommen würde.

Der nach Abzug des unentbehrlichen Eiweiss verbleibende Rest des Nahrungsbedürfnisses kann durch Eiweiss, Leim, Fett oder Kohlehydrat oder Mischungen aus diesen Stoffen gedeckt werden. Das Verhältnis, in dem sich die Nahrungsstoffe hier gegenseitig vertreten können, ist geregelt nach dem Gesetz der Isodynamie, welches aussagt, dass solche Mengen der verschiedenen brennbaren Nahrungsstoffe als gleichwertig zu erachten sind, die bei ihrer physiologischen Verbrennung gleiche Kraftmengen liefern (siehe Kapitel XIII). In dieser Hinsicht sind an Kraftmenge gleich zu setzen:

2,3 g Eiweiss = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrat.

Vor einer übertrieben schematischen Anwendung des Gesetzes der Isodynamie in der praktischen Ernährungslehre muss freilich gewarnt werden, da das Eiweiss sich doch in mancher Hinsicht im Stoffwechsel anders verhält, als Fett und Kohlehydrat (siehe Kapitel XII).

Als tägliches Kostmass ist erforderlich für

den ruhenden Mann:	100 g Eiweiss,	60 g Fett,	400 g Kohlehydrat
die ruhende Frau:	90 g „	40 g „	350 g „
den arbeitenden Mann:	130 g „	100 g „	500 g „

Bei alten Leuten und bei Kindern ist das absolute Nahrungsbedürfnis geringer. Berechnet man dagegen das Nahrungsbedürfnis für 1 kg Körpergewicht, so ergeben sich für Kinder grössere Zahlen, als für Erwachsene, erstens weil dem wachsenden Organismus relativ mehr Nahrung zugeführt werden muss, als dem erwachsenen, zweitens, weil der Stoffverbrauch bei Kindern relativ grösser ist, als bei Erwachsenen, da die wärmeabgebende Körperoberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Körpermasse bei Kindern grösser ist (siehe Kapitel XIII).

Es ergibt sich für 1 kg des Körpers ungefähr:

im 2.— 6. Jahre:	3,7 g Eiweiss,	3,0 g Fett,	10,0 g Kohlehydrat
im 7.—15. „ :	2,8 g „	1,5 g „	9,0 g „
bei Erwachsenen:	1,6 g „	0,8 g „	8,0 g „

Ausser den Nahrungsstoffen nehmen wir noch manche Stoffe auf, die zwar zur Erhaltung des Körperbestandes nicht notwendig sind, die aber doch physiologische Bedeutung haben. Es sind das die **Genussmittel.** Diese enthalten Substanzen von spezifischem Geschmack und Geruch, die auf das Nervensystem anregend wirken, die Verdauungsthätigkeit, den Kreislauf fördern u. dergl. Hierher gehören die Gewürze, ferner gewisse Alkaloide (Koffeïn in Thee und Kaffee, Theobromin im Kakao, Nikotin im Tabak).

Einige andere organische Stoffe (z. B. Pflanzensäuren, viele Alkohole) werden, wenn sie dem Körper einverleibt werden, ebenfalls in zweckmässiger Weise verbrannt und sind deshalb auch als kraftliefernde Nahrungsstoffe anzusehen, wenn ihre Einfuhr in den Körper auch nicht notwendig ist. Was speziell den Aethylalkohol anlangt, so wird dessen Bedeutung als Nahrungsstoff dadurch beeinträchtigt, dass er ein heftiges Gift ist und bei häufigem Genuss krankhafte Veränderungen fast aller Organe bewirkt.

§ 2. Nahrungsmittel.

Die Nahrungsmittel sind die von der Natur uns gebotenen Gemische von Nahrungsstoffen. Sie werden eingeteilt in

1. Nahrungsmittel aus dem Tierreich;
2. Nahrungsmittel aus dem Pflanzenreich.

Die Zusammensetzung der Hauptrepräsentanten von Nahrungsmitteln ergibt sich aus der folgenden Tabelle:

Prozentische Zusammensetzung einiger Nahrungsmittel.

I. Animalische Nahrungsmittel.

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	Wasser	Salze	Holzfaser
Mageres Ochsenfleisch	20,0	1,5	0,9	76,6	1,0	—
Fettes Schweinefleisch	14,5	37,5	0,6	43,6	1,0	—
Schellfischfleisch . .	17,0	0,5	—	80,5	1,5	—
Salmfleisch	21,5	12,5	—	64,5	1,5	—
Frauenmilch	2,5	4,0	6,0	87,5	0,5	—
Kuhmilch	3,5	4,0	4,0	87,0	0,7	—
Eier	12,5	12,0	—	73,5	1,0	—

II. Vegetabilische Nahrungsmittel.

	Eiweiss	Fett	Kohle-hydrate	Wasser	Salze	Holz-faser
Leguminosen (Bohnen)	24,5	2,0	52,0	12,5	3,5	6,0
Reis	6,5	1,0	78,5	12,5	1,0	4,0
Feines Weizenmehl .	10,0	1,0	72,0	13,5	0,5	0,3
Roggenmehl	11,5	2,0	69,5	14,0	1,5	1,5
Weizenbrot	7,0	0,5	52,5	35,5	1,0	0,3
Roggenbrot	6,0	0,5	49,0	40,5	1,0	0,6
Kartoffel	2,0	0,2	20,7	75,0	1,0	1,0
Kohl	2,5	0,5	10,5	88,0	1,0	1,5
Spargel	2,0	0,3	2,5	89,0	0,5	1,0
Obst	0,5	—	10,0	85,0	0,5	4,0

Im allgemeinen enthalten die animalischen Nahrungsmittel vorwiegend Eiweiss und Fett. Mageres Fleisch besteht fast nur aus Eiweiss und kann daher praktisch als reine Eiweissnahrung angesehen werden. Butter ist fast reines Fett. Von den animalischen Nahrungsmitteln kommt nur der Milch, sowie der Leber eine nennenswerte Menge Kohlehydrat (Milchzucker, resp. Leberglykogen) zu.

Die Vegetabilien enthalten dagegen vorwiegend Kohlehydrate, aber wenig oder kein Fett. Eiweiss kommt in allen Vegetabilien vor, in den Leguminosen sogar in beträchtlichen Mengen.

Im einzelnen ist über die Nahrungsmittel noch folgendes zu sagen:

Fleisch nennt man die Muskeln. Diese bestehen aus den eigentlichen Muskelfasern und dem Bindegewebe; erstere enthalten echte Eiweissstoffe, letzteres leimgebende Substanz. Je nach dem Verhältnis der Menge der Fasern und des Bindegewebes richtet sich der wirkliche Eiweisswert des Fleisches.

Der Fettgehalt des Fleisches ist je nach dem Grade der Mästung sehr verschieden.

Die Art der Zubereitung des Fleisches (Kochen, Braten etc.) ist für die Bedeutung des Fleisches als Nahrungsmittel gleichgültig. Auch das gekochte Fleisch (Suppenfleisch) hat noch fast denselben Nährwert, wie das rohe oder gebratene, es ist nur weniger schmackhaft, weil ihm die geschmackverleihenden Extraktivstoffe entzogen sind. Der Fleischbrühe kommen (abgesehen von den auf ihr schwimmenden Fettaugen und etwas Leim) keine brennbaren Nahrungsstoffe zu; man darf sie daher nicht „Kraftbrühe" nennen. Sie enthält aber ausser den Salzen (Kaliumphosphat) die Extraktivstoffe (Kreatin, Xanthin), die ihr den angenehmen Geschmack und anregende Wirkung verleihen. Sie ist nur Genussmittel.

Ausser Muskelfleisch werden auch andere tierische Organe genossen, sie enthalten auch hauptsächlich Eiweiss und Leim.

Die **Frauenmilch** enthält mehr Zucker, aber weniger Eiweiss und weniger Salze, als die **Kuhmilch**. Um die Kuhmilch der Frauenmilch

ähnlich zu machen — was für die Säuglingsernährung erforderlich ist — wird sie mit Wasser verdünnt und Milchzucker zugesetzt.

Das Eiweiss der Milch ist vorwiegend Kaseïn. Das Kaseïn der Kuhmilch gerinnt durch Lab in gröberen, derberen, den Verdauungssäften weniger leicht zugängigen Flocken, während das der Frauenmilch feinflockig ausfällt; deshalb vertragen Säuglinge oft die Kuhmilch nicht. Die Verschiedenheit der Fällung ist nicht etwa durch chemische Verschiedenheiten der Kaseïne bedingt, sondern durch Verschiedenheiten im Gehalt der Milch an Kalksalzen

Aus den Kalksalzen der Milch wird das Skelett des wachsenden Organismus aufgebaut.

Der beim Stehen der Milch nach oben steigende oder auch durch Zentrifugieren zu erhaltende Rahm (Fettkügelchen) liefert die **Butter**; die Aufbutterung geschieht durch Schlagen des Rahms, wobei die um die Fettkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen gesprengt werden, so dass die Fettkügelchen zusammenfliessen können.

Ungesalzene Butter besteht hauptsächlich aus Fett (90 %, Glyceride vorwiegend der Oel-, Palmitin-, Stearinsäure, in geringer Menge auch der Butter-, Capron- und Caprylsäure); sie enthält 8 % Wasser und 2 % Kaseïn, Milchzucker und Salze. Die bei der Buttergewinnung zurückbleibende Magermilch oder Buttermilch darf noch als gutes Nahrungsmittel angesehen werden, weil sie noch das Eiweiss (3—4%) und den Zucker (4%) enthält.

Wird Milch durch Lab zur Gerinnung gebracht, so entsteht der **Käse** (Kaseïngerinnsel); die zurückbleibende Milchflüssigkeit heisst Molke. Der Käse schliesst mitgerissene Fettkügelchen ein; er macht, nachdem die Molke ausgepresst ist, einen fäulnisartigen Prozess durch: das „Reifen" des Käses. Dabei wird das Eiweiss teils peptonisiert, teils in Amidosäuren zersetzt; daneben werden Fettsäuren frei. Käse ist ein gutes Nahrungsmittel, weil er viel Eiweiss und Fett enthält. Der Fettkäse enthält 25 % Eiweiss und 30,5 % Fett, der Magerkäse 34,0 % Eiweiss und 11,5 % Fett.

Eierweiss enthält nur Eiweiss, Eigelb ausser Eiweiss (Vitellin) hauptsächlich Fett, Lecithin und Cholesterin.

Die Vegetabilien enthalten alle eine Substanz, die in den animalischen Nahrungsmitteln nicht vorkommt, das ist die Holzfaser oder **Cellulose.** Diese wird im menschlichen Darm schwer oder gar nicht verdaut. Sie regt aber die peristaltischen Bewegungen des Darms an, wahrscheinlich durch mechanische Reizung der Darmmuskulatur; daher kommt es, dass Vegetabilien schneller durch den Darm hindurch bewegt werden, als animalische Nahrungsmittel. In Cellulosehüllen sind die eigentlichen Nahrungsstoffe der Vegetabilien eingehüllt und daher den Verdauungssäften nicht direkt zugängig. Durch die Zubereitung der pflanzlichen Nahrung (Mahlen, Kochen, Backen) werden die Cellulosekapseln gesprengt, und so die Nahrungsstoffe den Verdauungssäften besser zugängig gemacht.

Das pflanzliche Eiweiss ist dem tierischen hinsichtlich seiner Bedeutung als Nahrungsstoff vollständig gleichwertig. Die Kohlehydrate sind in den Vegetabilien meistens als Stärke, weniger als

Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker, Rohrzucker, Malzzucker) vorhanden. Durch die Zubereitung (Kochen) erleidet die Stärke schon Veränderungen (Quellung), die ihre Verdaulichkeit erhöhen.

Die Nahrungsstoffe der **Cerealienfrüchte** oder Getreidekörner werden durch mechanische Zerkleinerung (Mahlen) in Mehl verwandelt und durch besondere Siebvorrichtungen von ihren Cellulosehüllen befreit, welch letztere als Kleie abfallen.

Je mehr Kleie das Mehl enthält, um so eiweissreicher ist es, da die eiweissreichste Schicht des Getreidekornes unmittelbar unter der Cellulosehülle liegt. Das Mehl dient zur Herstellung von Backwerk (Brot etc.); es verdankt seine Eigenschaft zu „backen" einem Eiweissstoff, dem „Kleber". Der Zusatz des hefehaltigen Sauerteigs zum Brotteig dient dazu, durch Zuckergärung Kohlensäuregas zu bilden, das den Teig auflockert. Zu manchen Broten (Schwarzbrot, Grahambrot) wird absichtlich kleienreiches Mehl verwendet, weil die Cellulose der Kleie die Darmperistaltik fördert und so Darmverstopfung verhütet.

Die **Hülsenfrüchte** (Leguminosen) sind durch einen hohen Gehalt an Eiweiss ausgezeichnet. Sie enthalten keinen Kleber, können daher nicht zum Backen verwendet werden, dafür aber einen anderen Eiweisskörper, das Legumin, das mit kalkhaltigem Wasser gekocht unlöslichen Leguminkalk bildet. Daher muss man die Leguminosen mit kalkarmem (weichem) Wasser kochen, weil sie sonst hart bleiben.

Die Wurzelgewächse, Gemüse, Kräuter, Salate, Obst sind sehr wasserreich und müssen deshalb in grosser Menge aufgenommen werden, wenn sie einen Nähreffekt haben sollen. Sie eignen sich deshalb nicht zu Hauptspeisen, sondern nur als Beigaben zu anderen, weil ihre alleinige Zufuhr ein zu grosses Volum der Speisen bedingen würde. Als Zuspeisen haben sie wegen ihrer Schmackhaftigkeit die Bedeutung der Genussmittel; ferner führen sie dem Körper die für die Darmperistaltik wichtige Cellulose zu.

Die Frage, ob der Mensch in seiner Nahrung die animalischen oder vegetabilischen Nahrungsmittel bevorzugen soll, ist dahin zu beantworten, dass er sich am zweckmässigsten von gemischter Kost ernährt, die etwa zu $^1/_3$ aus tierischen, zu $^2/_3$ aus pflanzlichen Nahrungsmitteln besteht. Die tierischen Nahrungsmittel eignen sich nicht allein zur Ernährung, weil sie keine Kohlehydrate enthalten, die pflanzlichen enthalten meist zu wenig Eiweiss und kein Fett. Auch der Bau der Verdauungsorgane des Menschen weist darauf hin, dass er in der Mitte zwischen reinen Fleischfressern und Pflanzenfressern steht. Das Gebiss zeigt weder die charakteristischen Eigenschaften des Fleischfresser-, noch die des Pflanzenfressergebisses. Bei Fleischfressern ist die Länge des Darmkanals etwa das Fünffache der Körperlänge (vom Mund zum After gerechnet), bei Pflanzenfressern mehr als das Zwanzigfache. Die grosse Länge des Darmkanals bei Pflanzenfressern hat den Zweck, die schnellere

Bewegung der Speisen im Darm zu kompensieren durch grössere Darmlänge, da sonst die Nahrungsmittel zu wenig ausgenutzt würden. Der Mensch steht hinsichtlich seiner Darmlänge zwischen Fleisch- und Pflanzenfresser; sie beträgt etwa das Zehnfache der Körperlänge.

Mit ausschliesslicher Pflanzennahrung kann sich zwar der Mensch ernähren, wie der Vegetarismus zeigt. Indes liegen keine stichhaltigen Gründe vor, die für den vollständigen Ausschluss der Fleischnahrung sprechen. Alleinige Fleischnahrung verträgt der Mensch auf die Dauer nicht, weil sie Verdauungsstörungen bewirkt.

Da viele der von der Natur uns gebotenen Nahrungsmittel geruch- und geschmacklos sind, werden sie gewürzt. Die physiologische Bedeutung der Würzstoffe liegt darin, dass sie die Sekretion der Verdauungssäfte und dadurch die Verdauung fördern und die Esslust anregen.

Von den Getränken, die vorwiegend Genussmittel sind (Kaffee, Thee, Kakao, alkoholische Getränke), kommt dem Kakao auch die Bedeutung als Nahrungsmittel zu, weil er viel Eiweiss (12 %), Kohlehydrate (13 %) und Fett (bei nicht entfettetem Kakao 49 %) enthält. Das Bier enthält zwar auch Nahrungsstoffe (Eiweiss bis zu 0,8 %, Kohlehydrate 5—6 %), kann aber nicht als Nahrungsmittel in Betracht kommen, weil bei Aufnahme erheblicher Mengen die schädliche Wirkung des Alkohols zu sehr in den Vordergrund tritt und überdies der Preis des Bieres im Vergleich zu seinem Nährwert viel zu hoch ist.

Die Triebe zum Essen und Trinken werden von den Organempfindungen Hunger und Durst hervorgebracht (siehe Kapitel XXVI).

Kapitel IX. **Verdauung der Nahrungsstoffe.**

Bei der Verdauung erleiden die meisten Nahrungsstoffe Veränderungen ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften, wodurch sie erst zur Aufnahme in das Blut geeignet werden. Nur wenige Nahrungsstoffe nämlich, z. B. Wasser, Salze, Traubenzucker, können ohne weiteres Bestandteile unseres Körpers werden, während gerade die wichtigsten Nahrungsstoffe, Eiweissstoffe, Fette und viele Kohlehydrate, nicht in der von der Natur uns gebotenen Form aufgenommen werden können.

Der eigentlichen Verdauung geht voraus eine mechanische Zerkleinerung der festen Nahrungsmittel durch Beissen und Kauen.

Die Verdauung selbst besteht darin, dass die unlöslichen oder zwar löslichen, aber nicht diffusiblen Nahrungsstoffe löslich und diffusibel gemacht werden. Das wird bewirkt durch die Verdauungsfermente, welche die grossen Moleküle der nativen Nahrungsstoffe

hydrolytisch spalten in kleinere Moleküle. So werden Eiweissstoffe in Proteosen, Stärke in Zucker, Fette in Fettsäure und Glycerin gespalten.

Die Organe, in denen die Verdauung vor sich geht, bilden den Verdauungsschlauch (Tractus intestinalis); er setzt sich zusammen aus Mund und Speiseröhre, Magen, Dünndarm und Dickdarm.

§ 1. Mundverdauung.

1. Mechanische Veränderungen der Speisen im Munde.

Die mechanischen Vorgänge im Munde bestehen in Beissen, Kauen, Saugen.

Das **Beissen** bezweckt die Abtrennung geeigneter Stücke von festen Nahrungsmitteln.

Das Abgebissene, der Bissen, wird durch das **Kauen** zerkleinert, mehr oder weniger zu einem Brei zerrieben und mit dem schleimhaltigen Mundspeichel durchtränkt, so dass er weich, schlüpfrig und so zum Schlucken geeignet wird.

Beim Beissen und Kauen wird die untere Zahnreihe gegen die obere, d. h. der Unterkiefer gegen den Oberkiefer bewegt.

Der Unterkiefer wird gehoben (gedreht um eine durch seine beiden Gelenke gehende horizontale Achse) vom Musculus masseter, Temporalis, Pterygoideus internus beiderseits, herabgezogen vom Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus. Beim Herabziehen muss das Zungenbein festgestellt sein, was durch Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus und Sternothyreoideus geschieht.

Der Unterkiefer wird in horizontaler Richtung nach vorne verschoben durch beide Pterygoidei externi, nach links durch den rechten Pterygoideus externus, nach rechts durch den linken Pterygoideus externus.

Der Bissen wird beim Kauen und Zermalmen durch den Buccinator aussen und die Zunge innen zwischen den Zähnen festgehalten.

Die Zunge wird durch den Genioglossus nach unten und vorn (Herausstrecken), durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen.

Der Zungenkörper besteht aus vertikalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Kombination der Kontraktionen dieser Fasern kommen die mannigfachen Gestaltveränderungen der Zunge zu stande.

Das **Saugen** dient der Aufnahme von flüssiger Nahrung. Es wird dabei ein negativer Druck in der Mundhöhle erzeugt und dadurch die aufzunehmende Flüssigkeit angesaugt.

Das Saugen geschieht in zweierlei Art:

a) entweder dadurch, dass nach Abschluss der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle (durch Erhebung des weichen Gaumens) ein Inspirationszug gemacht wird,

b) oder dadurch, dass die Mundhöhle gegen die Rachenhöhle

durch Andrücken des hinteren Zungenteils an den Gaumen abgeschlossen und danach der Unterkiefer gesenkt und die Zunge vorne herabgezogen wird (reines Mundsaugen).

Der negative Druck in der Mundhöhle kann beim reinen Mundsaugen bis auf 700 mm Quecksilbersäule unter Atmosphärendruck gebracht werden.

2. Chemie der Mundverdauung.

Der Mundverdauung unterliegt von den Nahrungsstoffen nur die Stärke. Diese wird in gequollenem Zustande durch das Ferment des Speichels, das Ptyalin oder die tierische Diastase, in Zucker gespalten.

Die tierische Diastase unterscheidet sich von der pflanzlichen, dem saccharifizierenden Ferment der keimenden Gerste, dadurch, dass erstere bei einer Temperatur von 40°, letztere bei 60° am stärksten saccharifizierend wirkt.

Das Ptyalin ist ein Körper von eiweissartiger Zusammensetzung. Es kann gewonnen werden zu Verdauungsversuchen durch Extraktion frischer oder getrockneter Speicheldrüsen mit Wasser oder Glycerin.

Das Ptyalin wirkt am besten in neutraler Lösung. Durch Alkalien und ganz besonders schon durch Spuren freier Mineralsäuren wird das Ptyalin unwirksam gemacht und zerstört. Organische Säuren heben nur seine Wirksamkeit auf. Temperaturen über 60° zerstören das Ptyalin.

Bei der Verdauung der Stärke durch das Ptyalin wird hauptsächlich Maltose und nur wenig Traubenzucker gebildet. Nach neueren Angaben soll diese kleine Menge Traubenzucker nicht durch das Ptyalin direkt aus Stärke, sondern durch ein zweites Speichelferment, die Glukase, aus der Maltose gebildet werden. Ptyalin selbst würde demnach nur Maltose bilden.

Bei der Bildung der Maltose aus Stärke treten eine Anzahl Zwischenprodukte auf, die man Dextrine nennt. Diese Dextrine unterscheiden sich voneinander durch ihr Verhalten gegen Jod und werden, je nachdem sie sich mit Jod blau, rot oder gar nicht färben, Amylo-, Erythro- und Achroodextrine genannt.

Bei Fleischfressern enthält der Speichel kein Ptyalin; hier hat er also nur die Aufgabe, trockene Bissen feucht und schlüpfrig zu machen. Im Wasser lebende Säuger, die keine trockene Nahrung aufnehmen müssen, haben gar keine Speicheldrüsen.

Der Speichel dient überdies zum Feucht- und Reinhalten der Mundhöhle.

3. Der Schluckakt.

Durch das Schlucken oder Schlingen wird die gekaute Speise in den Magen befördert.

Der Bissen wird von dem vorderen Teile der Zunge am harten Gaumen entlang hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben. Durch Reizung der dort in der Schleimhaut endigenden sensiblen Nerven löst er einen Reflex aus, der zu einer kräftigen Kontraktion der Musculi mylohyoidei und hyoglossi führt. Dadurch wird die Schluckmasse nach hinten in den Oesophagus gedrängt.

Damit die Schluckmasse nur nach hinten entweicht, muss die Rachenhöhle gegen den Mund, die Nase und den Kehlkopf abgeschlossen sein. Das geschieht so:

Den Verschluss gegen die Mundhöhle bildet der hintere Teil der Zunge, der dem harten Gaumen anliegt, zusammen mit den ihm dicht anliegenden vorderen Gaumenbögen.

Der Verschluss des Rachens gegen die Nase erfolgt durch Hebung des weichen Gaumens (vom Levator palati mollis bewirkt), Vordrängen der hinteren Rachenwand (durch den Constrictor pharyngis superior) und Annäherung der beiden hinteren Gaumenbögen zur Medianlinie hin. Der Verschluss gegen den Kehlkopf hin geschieht dadurch, dass der Mylo- und Geniohyoideus, sowie der Digastricus den Kehlkopf so hoch heben, dass Zungenwurzel und Kehldeckel den Kehlkopfeingang verdecken.

Der bisher beschriebene erste Teil des Schluckakts erfolgt mit solcher Kraft, dass die Schluckmasse oft schon dadurch allein bis zum Mageneingang befördert wird; das geschieht besonders bei flüssigen und weichen Speisen. Nur feste und zu trockene Speisen bleiben zunächst noch im Rachen und Anfangsteil der Speiseröhre liegen und werden von da weiter abwärts befördert erst durch den zweiten Teil des Schluckakts.

Der zweite Teil des Schluckakts, der sich an den ersten anschliesst, besteht in einer peristaltischen Bewegung, d. h. in einer von oben her beginnenden und nach unten fortschreitenden Einschnürung erst des Rachens (bewirkt durch die Constrictores pharyngis), dann des Oesophagus (Kontraktion der Ringmuskeln). Die nacheinander sich einschnürenden Teile des Rachens und Oesophagus schieben dabei die Schluckmasse vor sich her.

Der Uebergang der Kontraktion von Querschnitt zu Querschnitt im Oesophagus geschieht nicht durch direkte Erregungsleitung in der Muskulatur, sondern wird vom Zentralnervensystem aus vermittelt, denn bei einem durchschnittenen Oesophagus erfolgt die Kontraktion auch noch in dem unteren Stück, nachdem sie im oberen abgelaufen ist.

Die Innervation der Muskeln der Mund- und Rachenhöhle geschieht:

1. Vom 3. Ast des Trigeminus: Masseter, Temporalis, Pterygoideus internus und externus, Tensor palati mollis, Mylohyoideus, vorderer Bauch des Digastricus.

2. Vom Facialis: Gesichtsmuskeln. Buccinator, hinterer Bauch des Digastricus, Levator palati mollis, Azygos uvulae.

3. Vom Glossopharyngeus und Vagoaccessorius: Stylopharyngeus, Constrictores pharyngis. Oesophagusmuskeln.

4. Vom Hypoglossus: Sämtliche Zungenmuskeln einschliesslich des Geniohyoideus und Thyreohyoideus.

Die nervösen Zentren, von denen aus der Kau-, Saug- und Schluckakt ausgelöst wird, liegen im verlängerten Mark (siehe auch Kapitel XVIII).

§ 2. **Magenverdauung.**

1. **Magenbewegungen.**

Die beiden Oeffnungen des Magens, Cardia und Pylorus, sind gewöhnlich durch die tonisch erregten Ringmuskeln verschlossen. Die Cardia öffnet sich durch Nachlass des Tonus ihres Muskels jedesmal, wenn beim Schluckakt die peristaltische Kontraktion des Oesophagus am unteren Ende angekommen ist. Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um Teile des Mageninhalts in das Duodenum übertreten zu lassen.

Die Magenwand besteht aus zwei Teilen:

1. dem Fundus, der nur schwache Muskulatur besitzt,

2. dem Pylorusteil, Antrum pylori, der kräftig entwickelte Muskulatur hat. Der Fundus kann gegen den Pylorusteil abgeschlossen werden durch einen Ringmuskel an der Grenze beider Teile.

Entsprechend der Verteilung der Muskeln ist die Bewegung des Pylorusteils viel kräftiger, als die des Fundus. Im Pylorusteil kann durch Kontraktion der Muskeln ein Druck bis zu 130 mm Quecksilbersäule hervorgerufen werden, im Fundus nur bis zu 35 mm.

Die Bewegungen des Fundus dienen dazu, die in den Magen gelangten Speisen mit dem Magensaft zu vermischen, die Bewegungen des Pylorusteils dienen dagegen zur Entleerung des Mageninhalts in das Duodenum.

Die Zeit des Aufenthaltes der Speisen im Magen ist sehr verschieden. Flüssige und weiche Speisen werden schon bald nach der Aufnahme in den Darm entleert, feste Speisen verweilen dagegen längere Zeit im Magen. 7—8 Stunden nach der Mahlzeit dürften auch die letzten Reste der aufgenommenen Speisen den Magen verlassen haben.

Vom Magen werden noch Bewegungen ausgeführt, selbst wenn er ganz aus dem Körper ausgeschnitten ist. Die normale Erregung der Magenmuskulatur scheint daher von den in der Magenwand befindlichen Nervengeflechten auszugehen. Aber auch das Zentralnervensystem beeinflusst die Magenbewegungen. Es gibt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen ab, die im Vagus und

Sympathicus verlaufen, und deren Zentren in das verlängerte Mark, die Vierhügel und das Rückenmark verlegt werden.

Das **Erbrechen** besteht darin, dass der Mageninhalt nach Eröffnung der Cardia nach oben entleert wird. Es erfolgt hauptsächlich durch Kontraktion des Zwerchfells und der Bauchdeckenmuskeln, durch die der intraabdominale Druck so gesteigert wird, dass es zur Entleerung nach oben kommt. In geringem Grade ist auch der Pylorusteil des Magens beim Brechakt beteiligt.

Das Erbrechen wird hervorgebracht reflektorisch (Reizung der sensiblen Nerven der Magenwand durch abnormen Mageninhalt) oder durch Arzneistoffe, die direkt auf das im verlängerten Mark gelegene Brechzentrum wirken, oder durch psychische Einflüsse (Anblick ekelerregender Gegenstände).

2. Chemie der Magenverdauung.

Der in den Magen gelangte Speisebrei unterliegt zunächst noch der weiteren Wirkung des Speichelferments (amylolytisches Stadium der Magenverdauung), bis nach Verlauf von etwa einer halben Stunde durch die inzwischen erfolgte Sekretion des sauren Magensaftes der Mageninhalt stark sauer und dadurch die Weiterwirkung des Ptyalins aufgehoben wird. Es beginnt jetzt die Wirkung des Magensaftes auf die eingeführten Nahrungsstoffe.

Die wirksamen Bestandteile des Magensaftes sind Pepsin, Salzsäure und Lab. Der Magensaft verdaut Eiweiss, invertiert Rohrzucker, bringt Milch zur Gerinnung, lässt aber Fette unverändert.

a) Die Eiweissverdauung.

Die Eiweissverdauung beruht auf der Einwirkung der freien Salzsäure und des Pepsins und besteht darin, dass das Nahrungseiweiss in Albumosen und Peptone gespalten wird.

Die Rolle der **Salzsäure** bei der Eiweissverdauung ist eine doppelte:

Erstens bringt sie die eingeführten festen Eiweisskörper mehr oder weniger zur Quellung und erleichtert dadurch die spätere Einwirkung des Pepsins.

Zweitens bewirkt sie in Gemeinschaft mit dem Pepsin die eigentliche Spaltung des Eiweiss.

Die Salzsäure kann zwar schon für sich allein Eiweiss in Albumosen und Peptone spalten, aber nur in stärkerer Konzentration, bei Siedetemperatur oder bei längerer Wirkungszeit. Pepsin ohne Säure kann das Eiweiss unter keinen Umständen spalten.

Die Salzsäure ist daher vielleicht die eigentlich spaltende Substanz des Magensaftes, während das Pepsin das Eiweiss spaltbar macht, also nur die Wirkung der Säure unterstützt. Die Wirkung der Salzsäure auf das

Eiweiss ist aber keine fermentative, wie z. B. bei der Verzuckerung der Stärke, wo dieselbe Menge Säure unbegrenzte Mengen Stärke zu spalten vermag, denn bei der Eiweissverdauung wird die Salzsäure verbraucht, indem sie sich mit den Verdauungsprodukten zu den sauer reagierenden Proteosenchlorhydraten verbindet und so unwirksam wird. Das Pepsin ist dagegen als Ferment unbegrenzt wirksam.

Das **Pepsin,** ein Ferment von eiweissartiger Zusammensetzung, wird durch Erhitzen, durch starken Alkohol und schon durch geringe Mengen von freiem Alkali zerstört. Letzteres erfolgt nicht bei Gegenwart von unverdautem Eiweiss, wahrscheinlich weil das Pepsin sich mit dem Eiweiss verbindet. Das Pepsin hängt sich nämlich an festes unverdautes Eiweiss an.

Um Pepsin zu Verdauungsversuchen zu gewinnen, wird Magenschleimhaut, besonders vom Fundus, mit Glycerin extrahiert oder mit 0,2 bis 0,4 %iger Salzsäure digeriert.

Die bei der Pepsinverdauung des Eiweiss nacheinander auftretenden Spaltungsprodukte sind:

1. Neutralisationspräcipitat, fällbar durch Neutralisieren der Lösung. Unter den ersten Produkten der Pepsinverdauung, speziell von geronnenem Eiweiss, findet sich auch ein durch Hitze koagulierbares, das aber rasch weiter verdaut wird.

2. Primäre Albumosen, Protalbumose und Heteroalbumose, fällbar aus neutraler Lösung durch Sättigen mit Kochsalz.

3. Eine Deuteroalbumose, die aus saurer Lösung durch Sättigung mit Kochsalz gefällt wird.

4. Eine Deuteroalbumose, die durch Sättigung der Lösung mit Ammoniumsulfat gefällt wird.

5. Peptone, nicht fällbar durch Ammoniumsulfat (siehe S. 32).

Bei der Pepsinverdauung wird nie alles Eiweiss vollständig peptonisiert; die Menge der entstandenen Peptone beträgt z. B. bei krystallisiertem Pferdeserumalbumin nur die Hälfte des ursprünglichen Eiweiss; der Rest bleibt Deuteroalbumose.

Die einzelnen Proteïne, auch die vegetabilischer Herkunft, liefern Proteosen, die voneinander nur wenig verschieden sind.

Die Proteïde werden durch Magensaft vorerst in ihre Komponenten gespalten, nachher wird das abgespaltene Eiweiss wie die Proteïne verdaut. Die Nucleïne werden durch den Magensaft nicht gelöst; so bleibt bei der Kaseïnverdauung unlösliches Paranucleïn zurück.

Von den Albuminoiden wird nur Kollagen durch Pepsin verdaut; es geht dabei unter Quellung vorerst in sein Hydrat, den Leim,

über, aus dem durch hydrolytische Spaltung die den Proteosen ähnlichen Gelatosen (Leimpeptone) entstehen.

Der Verlauf der Eiweissverdauung durch Magensaft ist abhängig:

1. Von der Menge der freien Salzsäure. Am günstigsten für die Verdauung ist ein Gehalt von 0,2—0,4 % an freier Salzsäure.

Die Acidität des Magensaftes ist kein Mass für die vorhandene freie Salzsäure, weil erstens der Magensaft freie organische Säure, besonders Milchsäure, enthalten kann, und zweitens auch die Proteosenchlorhydrate sauer reagieren (siehe S. 109). Freie Salzsäure im Magensaft ist nur das, was die Günzburgsche Reaktion gibt (siehe S. 80).

Wie künstliche Verdauungsversuche lehren, kann die Salzsäure auch durch andere Säuren vertreten werden, doch stehen alle der Salzsäure an Wirksamkeit nach. Die häufig im Magensaft vorkommende Milchsäure, entstanden durch Gärung aus Kohlehydraten, hat demnach auch verdauende Wirkung; sie ist aber kein normaler Bestandteil des Magensaftes und daher ist ihre Beteiligung an der Verdauung nur eine zufällige.

2. Von der Menge des Pepsins. Die Verdauungsintensität nimmt mit steigendem Pepsingehalt bis zu einer gewissen Grenze zu und zwar proportional der Quadratwurzel aus den Pepsinkonzentrationen.

3. Von dem Quellungsvermögen und der Art des zu verdauenden Eiweiss. Das stark quellungsfähige Fibrin wird rascher verdaut, als das wenig quellende geronnene Hühnereiweiss, natives Eiweiss leichter als koaguliertes, tierisches leichter als pflanzliches.

4. Von der Temperatur. Der Magensaft wirkt am besten bei 37—40° C. Bei 0° verdaut er nicht mehr, bei 80° wird das Pepsin zerstört.

5. Von der Anwesenheit der Verdauungsprodukte.

Alle fermentativen hydrolytischen Prozesse werden durch die entstehenden und sich anhäufenden Produkte im weiteren Verlaufe verzögert und zuletzt ganz sistiert. Bei der Pepsinverdauung muss allerdings die Menge der angehäuften Proteosen schon sehr gross sein, bis es zu einem völligen Stillstand der Verdauung kommt. Dieser Einfluss der Verdauungsprodukte kommt im Magen aber wohl kaum zur Geltung, weil die Produkte immer gleich weggeschafft werden.

Die Verdauungsprodukte können auch dadurch die Verdauung hindern, dass sie die Salzsäure chemisch binden und dadurch unwirksam machen, so dass es an freier Salzsäure mangelt. Zufuhr neuer Säure bringt in dem Falle die Verdauung wieder in Gang.

6. Salze können die Pepsinverdauung hemmen oder aufheben durch Verhinderung der Quellung oder durch Fällung des Pepsins. Letzteres bewirkt auch der Alkohol in stärkerer Konzentration.

Selbstverdauung des Magens. Wird ein Stück ausgeschnittener Magenschleimhaut mit 0,2%iger Salzsäure bei 40° digeriert, so verdaut es sich selbst. Dass in der Norm die Magenschleimhaut sich nicht selbst verdaut, ist noch nicht hinreichend chemisch und physikalisch zu erklären, beruht aber wahrscheinlich auf den spezifischen Lebenseigenschaften der die Schleimhaut bekleidenden Epithelzellen.

b) Die Inversion des Rohrzuckers.

Der Rohrzucker wird im Magen invertiert, d. h. gespalten in Dextrose und Lävulose, und zwar durch die freie Salzsäure.

c) Die Gerinnung des Kaseïns.

Das Kaseïn der Milch gerinnt im Magen, bevor es verdaut wird. Die Gerinnung wird bewirkt durch das Lab, durch welches das Kaseïn gespalten wird in Parakaseïn und Molkeneiweiss. Das Parakaseïn verbindet sich mit Kalk zu einer unlöslichen Verbindung, dem Käse, während das Molkeneiweiss gelöst bleibt. Für die Kaseïngerinnung ist daher die Anwesenheit von löslichen Kalksalzen erforderlich, denn sie kann gehemmt werden durch Ausfällen der Kalksalze, z. B. mittelst oxalsaurer Salze aus der Milch.

Das Lab, ein Ferment von unbekannter chemischer Zusammensetzung, ist nicht nur in saurer, sondern auch in neutraler und alkalischer Lösung wirksam.

Das Lab, das zur Käsebereitung benutzt wird, wird gewonnen durch Extraktion von Kälbermagen.

Ueber den Zweck der Milchgerinnung siehe S. 121.

Der Magensaft hat ausser der bisher erwähnten Wirkung noch ganz besondere Bedeutung als desinfizierendes Mittel, durch das krankheit- und fäulniserregende Mikroorganismen, die mit den Speisen in den Magen kommen, getötet und unschädlich gemacht werden. Diese Wirkung kommt vor allem der freien Salzsäure zu, aber auch den sauer reagierenden Verbindungen der Proteosen mit Salzsäure.

Wie Beobachtungen an Hunden und an operierten Menschen ergeben haben, kann auch nach Exstirpation des Magens die Ernährung noch normal vor sich gehen, wenn keimfreie Nahrung in kleinen Mengen öfters verabreicht wird. Man nimmt deshalb an, dass die Aufgabe des Magens hauptsächlich darin bestehe, erstens die Speisen zu desinfizieren und zweitens als Behälter die Aufnahme einmaliger grösserer Mengen von Speisen zu ermöglichen, um dann von seinem Inhalt allmählich an den Darm so viel abzugeben, als

dieser digestiv bewältigen kann. Die verdauende Wirkung wäre nach dieser Ansicht nebensächlich, zumal ja der Pankreassaft allein zur Eiweissverdauung ausreicht.

§ 3. Darmverdauung.

1. Bewegungsvorgänge des Darmkanals.

Die Darmwand vollführt bei der Verdauung Bewegungen, die man peristaltische Bewegungen nennt. Diese bestehen in periodisch auftretenden lokalen ringförmigen Einschnürungen, die durch die Kontraktion der Ringmuskeln bewirkt werden und die vom Pylorus beginnend sich in der Richtung zum After hin wellenförmig fortpflanzen. Durch diese Bewegungen wird der Speisebrei (Chymus) in der Richtung vom Pylorus zum After getrieben und zugleich mit den Verdauungssäften des Darmkanals vermischt.

Ausser der Peristaltik beobachtet man auch hin und her gehende Bewegungen einzelner Darmschlingen, die ebenfalls zur Vermischung der Speisen mit den Verdauungssäften dienen.

Die Ursache der peristaltischen Bewegungen liegt vor allem im Darm selbst, da auch ausgeschnittene Darmschlingen noch spontane Bewegungen zeigen. Bei direkter Reizung einer Stelle des Darms beginnt die Kontraktion an der gereizten Stelle und breitet sich von da nach oben und unten aus. Die Kontraktionen werden wahrscheinlich von den in der Darmwand befindlichen Nervengeflechten ausgelöst.

Ausserdem ist die Peristaltik abhängig vom Zentralnervensystem. Der Vagus ist motorischer Nerv, der Splanchnicus Hemmungsnerv für die Ringmuskeln.

Die Kontraktion der Längsmuskeln des Darms ruft Erweiterung des Darmrohrs hervor. Motorischer Nerv für die Längsmuskeln soll der Splanchnicus, Hemmungsnerv der Vagus sein.

2. Chemie der Darmverdauung.

Der allmählich aus dem Magen in den Darm übergetretene Speisebrei unterliegt, solange er noch freie Salzsäure enthält, der Weiterwirkung des Pepsins. Die freie Salzsäure wird aber bald neutralisiert durch die alkalisch reagierenden Sekrete, mit denen die Speisen jetzt in Berührung kommen. Es sind drei Sekrete: Pankreassaft, Galle und Darmsaft, von denen dem Pankreassaft aber die grösste Bedeutung für die Verdauung zukommt.

A. Verdauung durch den Pankreassaft.

Der Pankreassaft saccharifiziert Stärke, peptonisiert Eiweiss und spaltet Neutralfette in Glycerin und Fettsäuren. Dies wird bewirkt durch drei Fermente: Pankreasdiastase, Trypsin und das fettspaltende Steapsin.

1. Wirkung der Pankreasdiastase.

Die Pankreasdiastase spaltet Stärke gerade so wie das Ptyalin des Mundspeichels. Es entstehen aus Stärke nach- und nebeneinander Amylo-, Erythro-, Achroodextrin, Maltose und zuletzt ebenfalls Traubenzucker. Die Menge des entstandenen Traubenzuckers ist etwas grösser als bei der Ptyalinverdauung, vielleicht deshalb, weil im Pankreassaft mehr Glukase enthalten ist, als im Speichel.

2. Wirkung des Trypsins.

Das Trypsin spaltet die Eiweissstoffe besonders gut bei alkalischer, weniger gut bei saurer Reaktion. Diese Eiweissspaltung unterscheidet sich von der durch Pepsin folgendermassen:

a) Die Eiweissspaltung durch Trypsin geht weiter als die durch Pepsin. Die Pepsinwirkung ist abgeschlossen mit der Bildung von Pepton, durch Trypsin dagegen werden einige Peptone noch weiter gespalten in Leucin, Tyrosin und Asparaginsäure (siehe S. 23). Die durch Trypsin spaltbaren Peptone werden Hemipeptone, die nicht spaltbaren Antipeptone genannt.

b) Während das Pepsin Nucleïn nicht, wohl aber Kollagen verdaut, wird vom Trypsin wohl Nucleïn, nicht aber Kollagen gelöst. Leim dagegen wird vom Trypsin leicht verdaut. Die Leimpeptone werden vom Trypsin nicht in Amidosäuren gespalten. Elastin wird vom Pepsin nicht, vom Trypsin sehr leicht gelöst.

c) Die Eiweissverdauungsprodukte des Pepsins hemmen intravenös injiziert die Blutgerinnung, die des Trypsins nicht.

d) Das Drehungsvermögen aller Pepsinverdauungsprodukte zusammen ist grösser als das Drehungsvermögen des unverdauten Eiweiss, das aller Trypsinverdauungsprodukte zusammen kleiner.

e) Durch Pepsin in freier Salzsäure wird das Trypsin, durch Trypsin in alkalischer Lösung aber nicht das Pepsin verdaut.

Das Trypsin wird im Darmkanal nicht vom Pepsin verdaut, weil die freie Salzsäure, sofern sie nicht schon durch die Proteosen gebunden ist, neutralisiert wird von den alkalischen Sekreten im Darm.

Bei der Eiweissverdauung durch Trypsin entstehen im allgemeinen ähnliche Zwischenprodukte, wie bei der Pepsinverdauung. Aus geronnenem Eiweiss entsteht zunächst eine beträchtliche Menge gelöstes, durch Hitze koagulierbares Eiweiss. Protalbumose und Heteroalbumose treten nicht auf, sondern gleich Deuteroalbumose.

Um Trypsin zu Verdauungsversuchen zu erhalten, wird das Pankreas mit stark verdünnter Essigsäure digeriert und dann das Ferment mit Glycerin extrahiert. Das Trypsin ist im Pankreas nicht als aktives Ferment, sondern nur als Zymogen enthalten, das erst durch verdünnte organische Säuren in das wirksame Ferment übergeführt wird. Auch das aus Pankreasfisteln gewonnene Sekret enthält häufig nur das Zymogen, das erst in Berührung mit dem sauren Speisebrei zu wirksamem Trypsin wird.

3. Wirkung des Steapsins.

Das Steapsin des Pankreassaftes spaltet die Neutralfette hydrolytisch in Glycerin und freie Fettsäuren. Sofern Alkalikarbonat im Darminhalt vorhanden ist, bilden die Fettsäuren dann lösliche Seifen.

Es ist zur Zeit noch unentschieden, in welchem Umfange die Fette gespalten werden. Bisher hat die Anschauung geherrscht, dass nur ein kleiner Teil der Fette gespalten, der grössere Rest dagegen durch die gebildeten Seifen emulgiert (siehe S. 20) und in Form der Emulsion resorbiert werde. Neuerdings wird jedoch behauptet, dass alles Fett erst gespalten werde, ehe es zur Resorption gelangt. Nach Pankreasexstirpation ist die Resorption der Fette herabgesetzt. Es besteht in diesem Falle aber noch Fettspaltung durch die Darmfäulnis.

B. Bedeutung der Galle für die Verdauung.

Die Galle enthält keine Fermente, verdaut also selbst nicht; sie befördert aber die Verdauungsvorgänge dadurch, dass sie

1. sich an der Neutralisation der freien Salzsäure beteiligt, mithin die Wirkung des Pepsins auf das Trypsin aufhebt;
2. die Einwirkung der Pankreasfermente unterstützt;
3. freie Fettsäuren löst.

Ausserdem spielt die Galle eine wichtige Rolle bei der Resorption der Fette (siehe Kapitel X).

Von einigen Autoren wird der Galle auch fäulniswidrige Wirkung zugeschrieben, von anderen wird diese Wirkung geleugnet.

C. Verdauung durch den Darmsaft.

Der Darmsaft enthält neben einem diastatischen ein invertierendes Ferment, durch das Rohrzucker in Dextrose und Lävulose übergeführt wird. Durch den Darmsaft geschieht auch die Spaltung des Milchzuckers, der nicht als solcher resorbiert wird. Diese Wirkung des Darmsaftes soll auf einem Laktase genannten Ferment beruhen.

Die Angaben über andere Fermente im Darmsaft lauten widersprechend.

Im übrigen begünstigt der Darmsaft durch seinen Alkaligehalt die Wirkung der Pankreasfermente und durch seinen Mucingehalt die Bewegung des Chymus und die Kotbildung.

§ 4. Darmfäulnis.

Im Darmkanal, besonders im unteren Teile des Dünndarms gehen Fäulnisprozesse vor sich, die durch Mikroorganismen bewirkt werden und die eine chemische Veränderung des Darminhaltes zur Folge haben.

Die Veränderung der Nahrungsstoffe durch die Darmfäulnis ist in mancher Hinsicht der Verdauung gleichartig, in anderer unterscheidet sie sich wesentlich davon.

Aus **Eiweiss** entstehen bei der Fäulnis:

1. Albumosen und Peptone,

2. Fettsäuren, Amidosäuren und Ammoniak, bei der Fäulnis des Leims auch Glykokoll.

3. Phenol, Parakresol, Indol, Skatol, Phenylpropionsäure, Phenylessigsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure.

Das **Indol,** C_8H_7N, hat die Konstitution: $C_6H_4 \left\langle \begin{matrix} CH \\ NH \end{matrix} \right\rangle CH$.

Das **Skatol,** C_9H_9N, hat die Konstitution: $C_6H_4 \left\langle \begin{matrix} C(CH_3) \\ NH \end{matrix} \right\rangle CH$.

Ein Teil der aromatischen Fäulnisprodukte des Eiweiss wird resorbiert, dann zum Teil oxydiert (Indol zu Indoxyl, Skatol zu Skatoxyl). Die aromatischen Oxysäuren werden unverändert, Phenol, Indoxyl und Skatoxyl dagegen als Aetherschwefelsäuren durch den Harn ausgeschieden.

4. Gase: Kohlensäure, Wasserstoff, Sumpfgas, Schwefelwasserstoff.

Die Fäulnis führt also wie die Trypsinverdauung auch zur Bildung von Proteosen und Amidosäuren aus Eiweiss; bei der Fäulnis werden aber noch die aromatischen Zersetzungsprodukte (Phenole, Oxysäuren, Indol und Skatol) gebildet, die bei der Trypsineinwirkung nicht entstehen.

Die **Fette** werden durch die Darmfäulnis in Glycerin und Fettsäuren gespalten und letztere teilweise noch weiter in niederere Fettsäuren zerlegt.

Aus **Kohlehydraten** entstehen durch Fäulnis Alkohol, Milchsäure, Essigsäure, Bernsteinsäure. Stärke wird teilweise vorerst verzuckert. Auch die unverdauliche Cellulose unterliegt der Darmfäulnis, wobei aber kein Zucker, dagegen organische Säuren (Essigsäure, Valeriansäure u. a.), Kohlensäure, sowie Methan gebildet werden. Durch die Zersetzung der Cellulose können die von ihr

eingeschlossenen Nahrungsstoffe noch den Verdauungssäften zugängig gemacht werden.

Von den Veränderungen der Bestandteile der Verdauungssäfte durch die Fäulnis seien erwähnt: die Bildung des Dyslysin aus Cholalsäure und die Bildung des Kotfarbstoffs Sterkobilin aus den Gallenfarbstoffen.

§ 5. Kotbildung und Ausnützung der Nahrungsstoffe.

1. Zusammensetzung des Kotes.

Die unverdauten und nicht resorbierten Reste der Nahrung und die dem Körper nutzlosen Bestandteile der Sekrete des Verdauungsschlauches werden als **Kot** (Fäces) durch den After entleert.

Der Kot enthält:

1. Unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile, z. B. Pflanzenreste, Keratinsubstanzen, Nucleïn, ferner Muskelfasern, Bindegewebsteile, Kaseïnklümpchen, Stärkekörner, Fett, Hämatin.

2. Reste der Verdauungssäfte, z. B. Cholalsäure, das aus Gallensäuren gebildete Dyslysin, Gallenfarbstoffe, Cholesterin, Mucin.

3. Abgestossene Darmepithelzellen und deren Zerfallsprodukte.

4. Produkte der Darmfäulnis: Skatol, Indol, Schwefeleisen, Fettsäuren. Mit dem Kot werden auch die gasförmigen Produkte der Darmfäulnis entleert (Sumpfgas, Schwefelwasserstoff).

5. Mineralstoffe der Nahrung und der Darmsekrete.

Schliesslich finden sich im Kot Parasiten und Spaltpilze.

Die Reaktion des Kotes kann neutral, sauer oder alkalisch sein. Sein Geruch ist durch Skatol, Indol und andere flüchtige Substanzen bedingt. Die Farbe des Kotes ist gewöhnlich hell- oder dunkelbraun; sein Farbstoff ist bei der Darmfäulnis aus Bilirubin hervorgegangen, er heisst Sterkobilin.

Im Dickdarm wird der Kot durch Wasserresorption eingedickt und zu Kotballen geformt.

Die Menge des täglich abgegebenen Kotes beträgt etwa 120—150 g mit 30—37 g Trockensubstanz.

2. Ausnützung der Nahrungsstoffe.

Der Kot enthält unverdaute Nahrungsstoffe; demnach werden nicht alle aufgenommenen Nahrungsstoffe vom Körper ausgenützt. Der Grad der Ausnützung kann dadurch bestimmt werden, dass man von der ganzen in den Mund eingeführten Menge eines Nahrungsstoffes den im Kot wieder erschienenen Teil subtrahiert. Da sich indes dieser Teil allein nicht genau genug bestimmen lässt, so fehlen

uns noch ganz sichere Daten über den Grad der Ausnützung. Die Ausnützung der Nahrungsmittel muss berücksichtigt werden bei der Berechnung der Kost des Menschen.

Die tierischen Nahrungsmittel werden besser ausgenützt als die pflanzlichen.

Es werden resorbiert

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrat
von Fleisch und Ei	97 %	95 %	—
„ Milch	89—99 %	95—97 %	100 %
„ Weissbrot	78 %	—	99 %
„ Schwarzbrot	68—78 %	—	89 %
„ Kartoffeln	68 %	—	92 %
„ gelben Rüben	61 %	—	82 %.

Die Ursachen der schlechten Ausnützung der pflanzlichen Nahrung sind folgende:

1. Der Zutritt der Verdauungssäfte zu den eigentlichen Nahrungsstoffen ist bei Pflanzen vielfach durch die Cellulosehüllen, in denen die Nahrungsstoffe eingeschlossen sind, gehindert.

Pflanzliche Nahrungsmittel werden daher um so besser ausgenützt, je mehr die Nahrungsstoffe durch die Art der Zubereitung von ihren Cellulosehüllen befreit sind.

2. Die Cellulose regt, wahrscheinlich durch mechanische Reizung, die Darmperistaltik an; die pflanzlichen Nahrungsmittel werden daher schneller durch den Darm bewegt, als die tierischen, und zwar so schnell, dass sie schon wieder ausgestossen werden, bevor sie ganz ausgenützt sind.

3. Kotentleerung.

Der Anus wird verschlossen gehalten durch den Tonus des Sphincter ani internus und externus. Die Wirkung des äusseren Sphinkter wird verstärkt durch die willkürliche Kontraktion des Musculus levator ani, der wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift. Bei der Kotentleerung erfolgt Nachlass des Tonus der Sphinkteren; dadurch wird dem Kot der Durchtritt nach aussen gestattet.

Die Entleerung des Kotes selbst wird hervorgebracht durch die peristaltischen Bewegungen des Mastdarms, die unterstützt werden durch die Bauchpresse. Die Muskeln der Bauchpresse sind das Zwerchfell und die Muskeln der Bauchdecke.

Das Zentrum für die Kotentleerung liegt im Lendenmark. Es

wird reflektorisch vom Mastdarm aus in Thätigkeit versetzt. Der Eintritt des Reflexes hängt bis zu einem gewissen Grade vom Willen ab. Die vom Zentrum zu der Mastdarmmuskulatur ausgehenden Nerven verlaufen durch den Plexus hypogastricus und den Sympathicus (Ganglion mesentericum posticum), sowie durch die Nervi erigentes. Erstere Nerven sollen motorische Nerven für die Ringmuskeln und Hemmungsnerven für die Längsmuskeln enthalten, letzteren werden motorische Fasern für die Längsmuskeln und Hemmungsfasern für die Ringmuskeln zugeschrieben.

Die Kotentleerung erfolgt beim Menschen täglich mindestens einmal.

Kapitel X. Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe.

§ 1. Allgemeines über die Resorption und Assimilation.

Resorption nennt man den Vorgang, bei dem die gelösten Nahrungsstoffe und die emulgierten Fette von der Magen- und Darmschleimhaut aufgenommen werden und von da direkt oder durch die Lymphbahnen in das Blut gelangen, um von letzterem den Geweben und Organen des Körpers zugeführt zu werden.

Assimilation nennt man die Vorgänge, welche die resorbierten Nahrungsstoffe durchzumachen haben, bis sie als Bestandteile der Zellen und Gewebe ihre Verwendung finden.

Da die unlöslichen oder nicht diffusiblen Nahrungsstoffe durch die Verdauung löslich und diffusibel werden, so spielt wahrscheinlich bei der Resorption die Osmose der gelösten Substanzen eine wichtige Rolle. Indes gibt es doch einige Beobachtungen über Resorption, die sich aus den uns bekannten Gesetzen der Osmose allein nicht erklären lassen. Die Resorption erfolgt manchmal entgegen den Gesetzen der Osmose. Einerseits wird z. B. aus einer Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck grösser als der des Blutes ist, im Darm Wasser resorbiert, obwohl hier nach den Gesetzen der Osmose umgekehrt Wasser aus dem Blute oder der Lymphe in den Darm diffundieren müsste. Anderseits werden nicht diffusible Stoffe aus dem Darm in das Blut aufgenommen, wie genuines Eiweiss und emulgiertes Fett.

Die Triebkraft, die die Resorption entgegen den Gesetzen der Osmose bewirkt, muss auf der aktiven Beteiligung der Epithelzellen an dem Resorptionsvorgang beruhen. Hierfür spricht die Thatsache, dass die Resorption sich entsprechend den Gesetzen der Osmose gestaltet, wenn man die Darmepithelzellen durch Eingabe von Fluornatrium funktionell, aber nicht nachweisbar anatomisch schädigt.

Der **Ort der Resorption** ist hauptsächlich der Darm, weniger der Magen.

Im Magen wird reines Wasser gar nicht resorbiert, sondern im Gegenteil Wasser von der Magenschleimhaut an den Mageninhalt abgegeben. Wässerige Lösungen von Salzen, Zucker und Peptonen werden resorbiert, wenn sie sehr konzentriert sind. Die Resorption im Magen wird begünstigt durch Gewürze, z. B. Kochsalz, Senföl, Pfefferminz, Pfeffer. Auch Alkohol und andere Narcotica fördern die Resorption im Magen, indem sie den Widerstand der Magenepithelien gegen die Aufnahme von Stoffen lähmen.

Im Dünndarm, der Hauptstätte der Resorption, ist die resorbierende Oberfläche sehr gross. Die Zotten der Dünndarmschleimhaut bedingen nämlich, dass die resorbierende Oberfläche etwa 23mal grösser ist, als wenn die Schleimhaut einfach glatt ohne Zotten gebaut wäre. Auf 1 cm^2 der Dünndarmschleimhaut kommen 2500 Zotten.

Das Epithel der Dünndarmschleimhaut ist Cylinderepithel. Die Zellen tragen auf der nach dem Darmlumen gerichteten Oberfläche protoplasmatische Stäbchen. Jede Zotte enthält in ihrem Inneren ein zentrales Chylusgefäss. Zwischen diesem und der Oberfläche der Zotte liegen die Blutgefässe, ein Kapillarnetz mit zuführender Arterie und abführender Vene. Das Chylusgefäss ist umgeben von glatten Muskelfasern, die durch ihre Kontraktion die Zotte verkürzen, dadurch das Chylusgefäss zusammendrücken und so die Entleerung des Chylus in die Lymphbahnen fördern.

Im Dickdarm findet auch noch erhebliche Resorption statt. Unter anderem geht hier die Wasserresorption vor sich, durch die der Darminhalt eingedickt wird. Nahrungsstoffe werden im Dickdarm sogar resorbiert, wenn sie in löslicher Form vom After her als „ernährende Klystiere“ eingeführt sind.

Die **Abzugswege der resorbierten Nahrungsstoffe** aus dem Darm sind die Pfortader und die Lymphgefässe mit dem Ductus thoracicus.

Durch die Pfortader werden das Wasser, die Salze, der Zucker und das Eiweiss, durch die Lymphgefässe die Fette abgeführt.

Das Wasser, die Salze und der Zucker gelangen nach dem Durchgang durch die Epithelschicht in die Blutkapillaren, die dicht unter der Epithelschicht liegen, und werden von da aus mit dem Blute durch die Pfortader abgeführt. Nur bei Aufnahme sehr grosser Flüssigkeitsmengen gelangt ein Teil davon auch in die Lymphbahnen. Bei Tieren hat man nämlich beobachtet, dass die aus dem Ductus thoracicus ausfliessende Lymphmenge nur nach Eingabe sehr grosser Flüssigkeitsmengen vermehrt ist und dass während der Resorption der Kohlehydrate eine Zunahme des Zuckergehaltes im Chylus nur nach Einfuhr grosser Mengen konzentrierter Zuckerlösung in den Darm auftritt. Das Pfortaderblut dagegen enthält immer während der Kohlehydratresorption mehr Zucker, als das arterielle Blut. Beobachtungen an einem Menschen mit einer Fistel der Cisterna chyli, aus der die ganze Chylusmenge ausfloss, haben auch ergeben, dass im Chylus höchstens Spuren des resorbierten Zuckers wiederzufinden sind.

Das resorbierte Eiweiss gelangt auch in die Pfortader, denn bei Tieren, denen der Ductus thoracicus unterbunden ist, sind die Eiweissernährung und der Eiweissstoffwechsel nicht gestört und in dem Chylus, der aus der Fistel der Cisterna chyli in dem erwähnten Falle ausfloss, war der Eiweissgehalt während der Eiweissresorption nicht gesteigert.

Die Fette dagegen gehen bei der Resorption grösstenteils in die Lymphbahnen über. Die Lymphbahnen und der Ductus thoracicus sehen während der Fettresorption weiss aus wegen der milchigen Trübung des Chylus durch die resorbierten emulgierten Fette. Da übrigens im Chylus, der während der Fettverdauung aus dem Ductus thoracicus oder aus der Chylusfistel ausfloss, nicht alles aufgenommene Fett wiedergefunden wurde, so ist anzunehmen, dass ein Teil der Fette doch auch durch die Blutgefässe abgeführt werde.

§ 2. **Resorption und Assimilation der Eiweissstoffe.**

Die Proteosen erleiden in der Darmwand, schon ehe sie in das Blut gelangen, Veränderungen. Sie werden so umgewandelt, dass sie nachher nicht mehr als solche nachzuweisen sind. Denn das Pfortaderblut und die Lymphe enthalten keine Proteosen. Injiziert man Proteosen in das Gefässsystem, so werden sie sogar schnell durch den Harn ausgeschieden.

Durch die Darmepithelzellen werden aus den Proteosen Proteïne gebildet. Denn man kann einen Ansatz von genuinem Eiweiss am Körper erzielen, wenn man in der Nahrung ausser Proteosen keine anderen Eiweissstoffe dem Körper zuführt. Hier muss also das genuine Körpereiweiss aus den verfütterten Proteosen entstanden sein.

Digeriert man eine Proteosenlösung mit frischer Darmschleimhaut bei Körpertemperatur, so verschwinden allmählich die Proteosen, ohne dass man jedoch weitere Spaltungsprodukte derselben nachweisen könnte, was ebenfalls für eine Zurückverwandlung der Proteosen in genuines Eiweiss spricht.

Gelöstes genuines Eiweiss, Acidalbumin und Alkalialbuminate können auch als solche resorbiert werden, ohne erst verdaut zu sein. Man hat beobachtet, dass solches Eiweiss in fermentfreie isolierte Darmschlingen verbracht, rasch und vollständig resorbiert wurde, ohne dass man zu irgend einer Zeit Albumosen und Peptone hätte nachweisen können. Diese Eiweisskörper werden sogar, wenn man sie direkt in das Blut injiziert, assimiliert und im Haushalt des Körpers verwendet; ausgenommen sind hiervon: Kaseïn, Eieralbumin und Hämoglobin, die in das Blut injiziert rasch durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Gelöstes Eieralbumin in grossen Mengen als Nahrung eingeführt kann auch unverdaut resorbiert werden, gelangt aber dann wieder durch den Harn zur Ausscheidung. Kaseïn und Hämoglobin werden im Magen gefällt und sind daher nicht resorbierbar, ohne durch die Verdauung aufgelöst und in der Darmwand zu neuem Eiweiss aufgebaut zu werden. Hierin liegt vielleicht die Bedeutung der Kaseïngerinnung durch das Lab; denn würde das Kaseïn nicht gefällt, so könnte es als solches resorbiert und durch den Harn wieder ausgeschieden werden.

Manche gelöste Eiweissstoffe werden demnach unverdaut und unverändert resorbiert, assimiliert und im Körper verwendet, andere dagegen erst, wenn sie vorher verdaut sind. Zweck der Verdauung wäre demnach, erstens die ungelösten Eiweissstoffe in lösliche überzuführen, zweitens das schon gelöste, aber nicht direkt assimilierbare Eiweiss in assimilierbares zu verwandeln.

Zweifellos wird aber auch gelöstes, direkt assimilierbares Eiweiss verdaut. Unmöglich ist es aber, anzugeben, in welchem Umfange dies geschieht. Die Verdauung der direkt assimilierbaren Eiweissstoffe hat aber doch wesentliche Bedeutung, weil diese Eiweissstoffe dadurch einer schnelleren Resorption zugängig gemacht werden.

In das Blut gelangt das resorbierte Eiweiss wahrscheinlich vorwiegend als Albumin, denn der Serumalbumingehalt des Blutes nimmt nach Eiweissaufnahme zu.

Ueber die weiteren Schicksale des Eiweiss bei der Assimilation wissen wir nichts.

§ 3. Resorption und Assimilation der Fette.

Aus den Fettsäuren, resp. Seifen, und dem Glycerin, die durch die Spaltung der Fette bei der Verdauung entstehen, werden in der Darmschleimhaut wieder Neutralfette gebildet. Auch nach Fütterung von freien Fettsäuren oder Seifen findet man nämlich im Chylus, in dem die resorbierten Fette aus dem Darm abfliessen, Neutralfett; in diesem Falle muss das zur Bildung der Neutralfette nötige Glycerin von der Darmwand selbst geliefert werden. Aus einer Mischung von Seifen und Glycerin wird auch Neutralfett gebildet, wenn man sie nur mit Darmschleimhautstücken digeriert. Die Bildung der Neutralfette erfolgt in den Epithelzellen. Während der Fettverdauung findet man die Darmepithelzellen erfüllt mit Fetttröpfchen von verschiedener Grösse.

Das in den Epithelzellen gefundene Fett braucht aber nicht notwendigerweise dort erst aus Fettsäuren und Glycerin regeneriertes Fett zu sein, denn auch Neutralfette können, sofern sie emulgiert sind, direkt von den Epithelzellen aufgenommen werden.

Es besteht sogar die Anschauung, dass der grösste Teil des Fettes in emulgierter Form zur Resorption gelange und dass die nur in geringerem Umfange stattfindende Spaltung der Neutralfette lediglich bezwecke, die zur Emulgierung nötigen Fettsäuren oder Seifen zu liefern. Die Richtigkeit dieser Ansicht ist aber deshalb zu bezweifeln, weil eine weitere Bedingung für das Zustandekommen der Fettemulsion, nämlich alkalische Reaktion des Darminhalts, oft gar nicht vorhanden ist. Im grösseren oberen Teil des Dünndarms reagiert der Darminhalt sauer; trotzdem wird hier Fett resorbiert, was aus dem milchigen Inhalt der Chylusgefässe ersichtlich ist.

Es lässt sich demnach schwer entscheiden, in welchem Umfange die beiden Prozesse: Spaltung und Emulgierung des Fettes für die Fettresorption thatsächlich in Betracht kommen.

Die Aufnahme der emulgierten Fette soll durch aktive Bewegung des Stäbchensaums der Epithelzellen erfolgen.

Die Fettresorption wird begünstigt durch die Galle. Denn bei Menschen und Tieren mit Gallenfisteln, bei denen die Galle nach

aussen abfliesst, hat man eine sehr schlechte Ausnützung der Fette beobachtet. Die günstige Wirkung der Galle soll darauf beruhen, dass sie freie Fettsäuren und unlösliche Kalk- und Magnesiaseifen löst und dass der Stäbchensaum der Epithelzellen durch Benetzung mit Galle für die emulgierten Fette durchlässiger wird. Diese beiden Wirkungen werden den gallensauren Salzen zugeschrieben. Auch begünstigt die Galle durch ihren Gehalt an Soda die Emulgierung der Fette.

Bei Ausschaltung der Steapsinwirkung durch Pankreasexstirpation ist die Ausnützung der gewöhnlichen Nahrungsfette beträchtlich herabgesetzt, nicht aber die Ausnützung des Milchfettes, das schon in fein emulgierter Form in den Darm gelangt.

Aus den Darmepithelzellen gelangt das Fett in emulgierter Form in den Chylus, und mit diesem durch den Ductus thoracicus in das Blut. Die resorbierten Fette werden, soweit sie nicht gleich der Verbrennung anheimfallen, in den Zellen des Fettgewebes als Körperfett abgelagert.

Der Fettgehalt des Blutes ist während der Fettresorption etwas grösser, als in der Nüchternheit. Ausserdem nimmt aber auch der Fettgehalt des Blutes im Hunger zu, weil dann das aufgespeicherte Fett aus dem Fettgewebe durch das Blut nach den Verbrennungsstätten transportiert wird.

Unmittelbar nach fettreichen Mahlzeiten findet man auch beträchtliche Mengen von Fett in den Leberzellen auftreten (physiologische Fettinfiltration), das aber nach kurzer Zeit daraus wieder verschwindet.

§ 4. Resorption und Assimilation der Kohlehydrate.

Die Kohlehydrate gelangen als Monosaccharosen, ohne Veränderung in der Darmwand zu erleiden, in das Pfortaderblut und mit diesem in die Leber.

Rohrzucker und Milchzucker werden in der Regel nicht als solche, sondern in ihre einfachen Zucker gespalten resorbiert. Nur wenn sie in sehr hohen Konzentrationen eingenommen werden, gelangen sie auch ungespalten in das Blut, werden aber dann durch den Harn ausgeschieden.

In der Leber werden die Monosaccharosen, sofern sie hierzu fähig sind, in Glykogen (siehe S. 19) umgewandelt und abgelagert. Zweck der Glykogenbildung ist, das Blut vor Ueberladung mit Zucker zu schützen; übersteigt nämlich der Zuckergehalt des Blutes eine

gewisse Grenze (0,2 %), so wird der überschüssige Zucker durch den Harn ausgeschieden.

Der Zuckergehalt des Pfortaderblutes ist während der Kohlehydratresorption und Glykogenbildung grösser, als der des arteriellen und Lebervenenblutes.

Glykogen entsteht aus Traubenzucker, Lävulose und Galaktose. Das aus Lävulose und Galaktose gebildete Glykogen ist dem aus Dextrose gebildeten identisch. Bei der Bildung des Glykogens aus Lävulose und Galaktose müssen erst diese beiden Zucker in Dextrose umgewandelt werden, weil bei der Spaltung des Glykogens nur Dextrose entsteht.

Die Menge des in der Leber vorhandenen Glykogens ist abhängig vom Ernährungszustand und vom Stoffverbrauch. Nach längerem Hunger sowie nach angestrengter Muskelthätigkeit und starker Wärmeabgabe ist die Leber glykogenfrei. Nach reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten findet man bei Kaninchen einen Glykogengehalt der Leber bis zu 17 %. Bei einem kurz nach der Mahlzeit hingerichteten Verbrecher wurden 6 % Glykogen in der Leber gefunden.

Die glykogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelbraun aus; die glykogenreiche Leber ist gross, ockerfarben. Die glykogenreiche Leber kann das dreifache Gewicht der glykogenarmen haben, was nicht allein durch einen grösseren Glykogengehalt, sondern auch durch einen grösseren Gehalt an Trockensubstanz überhaupt und vor allem an Wasser bedingt ist.

Das Glykogen ist in den Leberzellen in Schollen abgelagert. Es wird aus der Leber dargestellt, indem man die Leber in kleine Stücke zerschneidet und in kochendes, schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser einträgt. Dabei wird das Eiweiss koaguliert, das Glykogen löst sich zu einer opalescierenden Lösung, aus der es durch Alkohol gefällt werden kann.

Das Glykogen wird im Bedarfsfalle in der Leber wieder in Traubenzucker zurückverwandelt, der an das Lebervenenblut abgegeben mit dem Blute in die Gewebe gelangt. Der Zuckergehalt des Lebervenenblutes ist in diesem Falle grösser als der des arteriellen und Pfortaderblutes. Sowohl die Glykogenbildung wie die Rückverwandlung des Glykogens in Zucker wird durch die Leberzellen bewirkt.

Gerade so wie in der Leber werden auch in den Muskeln Kohlehydrate in Form von Glykogen aufgestapelt, um im Bedarfsfalle, z. B. bei Arbeitsleistung, verbraucht zu werden. Das Muskelglykogen soll mit dem Leberglykogen nicht ganz identisch sein. Jeden-

falls stammt das Glykogen der Muskeln nicht als solches aus der Leber.

Ueberschüssige Kohlehydrate der Nahrung werden im Körper durch Reduktion und Synthese in Fett verwandelt und so abgelagert.

Bei der Zuckerharnruhr, dem **Diabetes mellitus,** ist die Glykogenbildung in der Leber gestört, es kommt deshalb zu solcher Ueberladung des Blutes mit Zucker, dass er durch die Nieren ausgeschieden wird. Man unterscheidet zwei Formen von Diabetes, eine leichte, bei der nur nach Kohlehydrataufnahme Zucker im Harn auftritt, und eine schwere, bei der auch bei kohlehydratfreier Nahrung Zucker ausgeschieden wird. Bei der schweren Form des Diabetes entsteht Zucker aus Eiweiss.

Ueber die unmittelbare Ursache des Diabetes ist nichts Sicheres bekannt. Künstlich lässt sich Diabetes erzeugen

1. durch den sogenannten Zuckerstich (Piqûre), d. i. Verletzung einer Stelle im verlängerten Mark am hinteren Ende der Rautengrube. Dies deutet darauf hin, dass die Glykogenbildung in der Leber vom Zentralnervensystem abhängig ist,

2. durch Exstirpation des Pankreas (siehe Kapitel XI),

3. durch verschiedene Gifte: Phloridzin, Kurare, Phosphor, Sublimat.

Die bei der Pankreasverdauung aus dem Hemipepton entstehenden Amidosäuren (Leucin, Tyrosin etc.) werden auch resorbiert und in der Leber in Harnstoff umgewandelt.

Die Produkte der Darmfäulnis: Phenole, aromatische Oxysäuren, Indol und Skatol werden auch zum Teil resorbiert, aber gleich wieder durch den Harn ausgeschieden (siehe S. 44, 87 und 115).

Ausser den Verdauungsprodukten der Nahrungsstoffe werden auch Bestandteile der Verdauungssekrete im Darmkanal resorbiert, z. B. die gallensauren Salze, die, in die Leber gelangend, die Gallensekretion anregen, ferner Verdauungsfermente: Pepsin und Ptyalin werden, wenn resorbiert, im Harn wieder ausgeschieden, Trypsin und Steapsin dagegen im Blute zerstört.

Nach einer anderen Anschauung sollen die im Harn ausgeschiedenen Fermente nicht aus dem Darm stammen, sondern zur Zeit der Verdauungsruhe von den Drüsen in Form der Zymogene direkt an das Blut abgegeben werden.

Auch andere Schleimhäute, ausser der Magendarmschleimhaut, vermögen gelöste Substanzen zu resorbieren, diese Resorption hat aber keine physiologische Bedeutung. In geringem Masse kann auch die Haut manche Stoffe resorbieren.

Subkutane Injektion der Nahrungsstoffe.

Manche Nahrungsstoffe können im Haushalt des Körpers auch dann verwertet werden, wenn man sie in geeigneter Form mit Um-

gehung des Verdauungskanals direkt in die Gewebssäfte bringt. Das ist z. B. der Fall bei subkutaner Injektion von genuinem Serumeiweiss, von Fett und von Traubenzucker.

Kapitel XI. Die Veränderungen des Blutes in den Organen und die inneren Sekretionen.

Aus dem in den vorangehenden Kapiteln Gesagten geht hervor, dass das Blut, das in ein Organ einströmt, sich von dem ausströmenden nicht nur im Gasgehalt, sondern noch in anderer Hinsicht unterscheiden muss. In den Organen, in denen die physiologischen Verbrennungen stattfinden, z. B. in den Muskeln, gibt das Blut Brennmaterial ab und nimmt ausser der Kohlensäure noch andere, vor allem stickstoffhaltige Verbrennungsprodukte auf. In den Drüsen verliert es die Substanzen, aus denen die Sekrete gebildet werden; in der Darmwand nimmt es die resorbierten Nahrungsstoffe auf; in der Leber und dem Fettgewebe gibt das Blut entweder die aufzuspeichernden Kohlehydrate und Fette ab oder nimmt sie im Bedarfsfalle wieder auf. Ausserdem hat das Blut als Gewebe (siehe S. 44) seinen eigenen Stoffwechsel, durch den es chemisch verändert wird. Diese zu erwartenden Veränderungen des Blutes sind in manchen Fällen auch nachgewiesen worden. In den weitaus meisten Fällen sind sie aber nicht nachweisbar, weil die Menge der abgegebenen und aufgenommenen Stoffe im Vergleiche zu der Menge des durch das Organ strömenden Blutes so gering ist, dass sie innerhalb der Fehlergrenzen unserer Bestimmungsmethoden liegt.

Ausser den erwähnten Veränderungen des Blutes, die uns aus den bekannten physiologischen Eigenschaften der Organe verständlich sind, gibt es noch andere, über deren Natur und Bedeutung in den meisten Fällen sich wenig Bestimmtes aussagen lässt. Manchen Organen kommt nämlich noch die Wirkung zu, entweder Substanzen des Blutes, die dem Körper schädlich sind, in unschädliche zu verwandeln oder Substanzen zu bilden und ans Blut abzugeben, die teils den Stoffwechsel beeinflussen, teils auf das Nervensystem oder die Muskulatur wirken. Man nennt diese Vorgänge „innere Sekretionen“, da jene Organe ihre Produkte in das Blut abgeben.

Organe, denen innere Sekretionen zukommen, sind vor allem

die Blutgefässdrüsen Schilddrüse und Nebennieren, sowie ferner die Leber, das Pankreas und vielleicht die Hoden.

Zu den Blutgefässdrüsen im weitesten Sinne werden wohl auch die Milz und die Thymusdrüse gerechnet, deren Funktion aber nicht eigentlich in einer Sekretion, sondern in der Neubildung und Zerstörung von Blutkörperchen besteht (siehe S. 74 und 75).

I. Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse enthält in einer bindegewebigen Grundlage zahlreiche völlig geschlossene Bläschen, Follikel, deren Wand von einer einschichtigen Lage kubischer Zellen gebildet wird und die im Inneren mit einer zähen Flüssigkeit erfüllt sind. Die Schilddrüse ist als echte Drüse, aber ohne Ausführungsgang anzusehen: die kubischen Zellen sind die secernierenden Drüsenzellen, der colloidartige Inhalt der Follikel ist das Sekret. Der Inhalt der Follikel entleert sich in die Lymphräume, die sich zwischen den Follikeln befinden, und kann so in den Kreislauf gelangen.

Nach Exstirpation der Schilddrüse wegen Kropf hat man eine Reihe schwerer Störungen beobachtet, die meist früher oder später zum Tode führten (Kachexia strumipriva). Es traten Erkrankungen des Nervensystems (Herabsetzung der psychischen Funktionen, Verblödung, motorische und sensible Lähmungen oder Krämpfe), Entartungen der Leber und Nieren, Störungen im Stoffwechsel und in der Wärmeregulation auf. Diese Erscheinungen zeigen sich auch bei krankhaften Veränderungen der Schilddrüse, wobei besonders ödematöse Schwellung der Haut und geistige Verblödung in den Vordergrund treten (Myxödem). Bei Hunden führt die Schilddrüsenexstirpation schon nach wenigen Tagen zum Tode unter den Erscheinungen heftiger Muskelkrämpfe und tief greifender Ernährungsstörungen. Beim Kaninchen sind die Folgen der Exstirpation meist keine tödlichen. Sie bestehen im wesentlichen in Stoffwechselveränderungen, myxödematöser Schwellung der Haut, Schuppenbildung und Haarausfall.

Die schädliche Wirkung der Exstirpation oder Erkrankung bleibt aus, wenn man einen auch nur kleinen Teil der Drüse zurücklässt, oder wenn man die Schilddrüse in die Peritonealhöhle verpflanzt, oder wenn frische oder getrocknete Schilddrüse per os verabreicht wird. Auch die krankhafte Vergrösserung der Schilddrüse (Kropf, Struma) ist man im stande durch per os eingeführte Schilddrüse zu heilen.

Eine der auffälligsten Erscheinungen bei therapeutischer Verwendung von Schilddrüsenpräparaten ist die rapide Abnahme des

Körpergewichtes, verbunden mit Schwund des Körperfettes. Wie Stoffwechselversuche an Menschen und Tieren ergeben haben, beruht dieser Gewichtsverlust einerseits auf einer Entwässerung der Organe durch vermehrte Wasserausscheidung durch den Harn und anderseits auf einer beträchtlichen Steigerung der Verbrennungsprozesse im Körper. Durch reichliche Fütterung mit Schilddrüse kann man beim Kaninchen die Verbrennungsprozesse unter sonst gleichen Bedingungen auf das Doppelte steigern. Der Eiweissverbrauch wird dabei kaum beeinflusst, solange genügend stickstofffreies Brennmaterial, besonders Fett, zur Verfügung steht.

Die Schilddrüsen sind demnach für das Leben unentbehrlich. Ihre Bedeutung liegt darin, dass sie einen, vielleicht mehrere Stoffe produzieren, die zum normalen Verlauf der Lebensprozesse absolut unentbehrlich sind. Ein Zuviel von diesen Stoffen hat aber ebenfalls schwere Störungen im Nervensystem und den Stoffwechselvorgängen zur Folge und kann sogar auch zum Tode führen. Ueber die Natur dieser Stoffe ist noch nichts Sicheres bekannt. Man hat zwar in der Schilddrüse neben anderem eine jodhaltige Substanz, das Jodothyrin, entdeckt, von der man glaubt, dass sie das wirksame Prinzip der Drüse sei, weil Jod gewisse therapeutische Wirkungen auf hypertrophische Schilddrüsen hat. Da aber diese Substanz nicht in allen Schilddrüsen gefunden wird und sie bei ihrer Einführung in den Körper auch nicht die volle Wirkung der ganzen Schilddrüse zeigt, so dürfte sie wohl kaum die wirksame Substanz sein.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Schilddrüse soll auch die Thymusdrüse haben, denn bei Fütterung mit Thymus will man dieselben Erscheinungen beobachtet haben, wie bei Fütterung mit Schilddrüse.

II. Die Nebennieren.

Die Nebennieren bestehen aus einem von bindegewebiger Kapsel umgebenen zelligen Parenchym, das eine äussere hellere Schicht, die Rindensubstanz, und eine von dieser eingeschlossene innere dunkelrote Schicht, die Marksubstanz, unterscheiden lässt. Sowohl in der Rinde wie in der Marksubstanz findet man zahlreiche Nervenelemente (marklose Nervenfasern, sympathische Ganglienzellen). Wegen des Reichtums an nervösen Elementen hat man die Nebennieren als ein nervöses Organ gedeutet, von dem aus Hemmung der Darmperistaltik erfolgen soll.

Da die Exstirpation der Nebennieren beim Tier unter dem Bilde allgemeiner Lähmung den Tod zur Folge hat, so muss den

Nebennieren die Bedeutung eines lebenswichtigen Organes zugesprochen werden. Die Injektion eines wässerigen Nebennierenextraktes soll die Folgen der Exstirpation aufheben. Das wässerige Nebennierenextrakt enthält zwei ihrer chemischen Natur nach noch nicht aufgeklärte Substanzen, von denen die eine eine beträchtliche Steigerung des Blutdruckes veranlasst, während die andere, schwächer wirkend, den Blutdruck herabzusetzen im stande ist. Die Blutdrucksteigerung durch die erste Substanz beruht auf einer allgemeinen Kontraktion der kleinen Arterien (Gefässkrampf). Der Angriffspunkt der blutdrucksteigernden Nebennierensubstanz liegt in der Gefässwand selbst. Auf das Zentralnervensystem wirkt sie lähmend. Aber nicht nur auf die Gefäss-, sondern auch auf die Skelettmuskulatur soll die blutdrucksteigernde Substanz anregend wirken, so dass die Bedeutung dieser Substanz darin liegt, den Gefäss- und Skelettmuskeltonus zu heben.

Ueber die Wirkungsweise der blutdruckherabsetzenden Substanz, sowie über ihre Bedeutung lässt sich noch nichts Sicheres aussagen.

Nach pathologischen Veränderungen der Nebennieren ist eine krankhafte Pigmentierung der Haut beobachtet worden (was übrigens auch nach Exstirpation der Nebennieren der Fall sein soll), die man Bronzekrankheit, Morbus Addisonii, nennt.

Die wirksamen Substanzen des Nebennierenextraktes werden beim Durchgange durch die Leber unwirksam gemacht.

III. **Die Leber.**

Ausser den schon beschriebenen Funktionen der Leber, nämlich der

1. Gallensekretion (siehe S. 83),
2. Glykogenbildung (S. 123),
3. Zerstörung und Neubildung von roten Blutkörperchen (S. 46 u. 84) kommt ihr auch eine wichtige innere Sekretion zu, nämlich
4. die Umwandelung der bei der Eiweisszersetzung entstandenen Ammoniaksalze in Harnstoff beim Säugetier (S. 38), in Harnsäure bei Vögeln und Reptilien (S. 40).

Nach Ausschaltung der Leber aus dem Kreislauf durch direkte Verbindung der Pfortader mit der unteren Hohlvene werden im Harn weniger Harnstoff und mehr Ammoniaksalze ausgeschieden und ausserdem treten im Organismus Vergiftungssymptome auf, wie sie für Ammoniakverbindungen charakteristisch sind. Bei Vögeln treten nach Leberexstirpation Ammoniak und Milchsäure statt der Harnsäure im Harn auf.

Die Umwandelung der Ammoniaksalze in der Leber scheint

demnach den Zweck zu haben, das für den Körper giftige Ammoniak in eine unschädliche Verbindung überzuführen.

Die Leber — gleich einem Filter in das Kapillarnetz der Pfortader eingefügt — revidiert überdies die aus dem Darm kommenden Stoffe. Dabei führt sie erstens die für den Organismus schädlichen Produkte der Eiweissfäulnis, die Phenole, Skatol, Indol in die ungiftigen Aetherschwefelsäuren über, die dann als Alkalisalze durch den Harn zur Ausscheidung gelangen. Zweitens hält sie in den Darm zufällig eingeführte pflanzliche und tierische Gifte (Alkaloïde) zurück, zerstört diese und bringt sie durch die Galle zur Ausscheidung, und drittens lagert sie auch metallische Gifte (Arsen, Antimon, Blei) in sich ab, schützt so den Organismus vor deren schädlichen Wirkungen und bringt sie schliesslich ebenfalls zur Ausscheidung.

Die anatomischen Beziehungen zwischen Milz und Leber (die Milzvene ist ein Ast der Pfortader) weisen auf physiologische Beziehungen der beiden Organe hin. Vielleicht wird das in der Milz beim Zugrundegehen der roten Blutkörperchen frei gewordene Hämoglobin in der Leber zerstört.

Bei Kaninchen kann man mehrere Leberlappen entfernen, ohne dass irgend welche Störungen beobachtet werden. Die exstirpierten Lappen wachsen dann bald wieder nach.

IV. Das Pankreas.

Dem Pankreas kommt ausser der Sekretion des Pankreassaftes noch eine wichtige Beziehung zum Kohlehydrat-Stoffwechsel zu. Denn nach Exstirpation des Pankreas werden die Kohlehydrate im Organismus nicht mehr normalerweise verbrannt und deshalb grösstenteils durch den Harn ausgeschieden (Diabetes nach Pankreasexstirpation). Wenn man kleine Reste der Drüse zurücklässt, tritt der Diabetes nicht auf. Dagegen hemmen Injektionen von Pankreassaft oder Verfütterung von Pankreas den Diabetes nicht, sondern steigern ihn im Gegenteil. Die Wirkung der Pankreasexstirpation beruht einerseits darauf, dass die Leber die Funktion, Glykogen zu bilden, danach verliert, und anderseits aber auch den Geweben die Fähigkeit, Zucker zu oxydieren, verloren geht.

V. Die Hoden.

Den Hoden kommen neben ihrer Bedeutung als Fortpflanzungsorgan noch wichtige Beziehungen zu dem Gesamtkörper zu, die vielleicht darin bestehen, dass diese Drüsen an das Blut Stoffe abgeben, die einen normalen Ablauf der Lebensprozesse bedingen. Die Exstirpation der Hoden (Kastration) führt bei Knaben zu einer Reihe von Entwickelungsstörungen: der Wechsel der Stimme zur Zeit der Geschlechtsreife tritt nicht ein, die Muskulatur bleibt schlaff und die Entwickelung der männlichen Kraft und des männlichen Charakters bleibt aus. Auch beim erwachsenen Mann hat

die Kastration oder die vorzeitige Hodenatrophie Störungen des Nervensystems und des Geisteslebens zur Folge. Dagegen soll nach subkutaner Injektion von Hodenextrakt die männliche Kraft und damit auch das körperliche und geistige Wohlbefinden gehoben werden. Ueber die Natur der wirksamen Substanz ist jedoch noch nichts bekannt.

Funktionen von ähnlicher Art, wie die der beschriebenen Organe, werden auch den Ovarien, der Prostata, der Hypophyse und den Nieren zugeschrieben; doch sind die Angaben darüber noch unsicher.

Kapitel XII. Der Gesamtstoffwechsel.

Während bisher nur die einzelnen Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben unseres Körpers beschrieben und ihre Bedeutung erörtert wurden, soll nun im folgenden eine Bilanz, d. h. eine vergleichende Zusammenstellung der Mengen sämtlicher Einnahmen und Ausgaben gegeben werden. Diese Bilanz gibt uns nicht nur Aufschluss über die Grösse des Stoffumsatzes, sondern sie gestattet auch Schlüsse auf das Verhalten und die Verwertung der einzelnen Nahrungsstoffe im Haushalte des Körpers. Zugleich lassen sich dadurch die Bedingungen feststellen, unter welchen der Mensch am zweckmässigsten, d. h. mit einem möglichst geringen Aufwand und mit den geeignetsten Mitteln ernährt und auf einen bestimmten gewünschten Ernährungszustand gebracht werden kann. Auf die Ergebnisse der Stoffwechselbilanz baut sich die praktische Ernährungslehre auf.

§ 1. Methodik der Stoffwechseluntersuchungen.

Zur Aufstellung der Stoffwechselbilanz ist es nötig, die Mengen sämtlicher Einnahmen und sämtlicher Ausgaben zu kennen.

Die Einnahmen sind die Nahrung und der eingeatmete Sauerstoff.

Die Ausgaben sind enthalten in Harn, Kot, Schweiss, Ausatmungsluft; kleinere Mengen im Hauttalg, in den abgestossenen verhornten Epithelien, Haaren und Nägeln, zeitweise in Menstruationsblut, Milch und Samen. Von diesen Ausgaben werden in der Regel nur die in Harn, Kot, Atmungsluft enthaltenen bei der Stoffwechselbilanz verwertet, weil die anderen wegen der Kleinheit

ihres Betrages nicht berücksichtigt zu werden brauchen oder durch die Versuchsbedingungen ausgeschlossen werden können.

Das Ideal eines Stoffwechselversuches würde nun sein, jeden Bestandteil der Einnahmen und Ausgaben einzeln quantitativ zu bestimmen und das Resultat zur Feststellung der Stoffwechselbilanz zu verwerten. Dies stösst jedoch auf unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Es genügt aber auch, nur einzelne Bestandteile der Einnahmen und Ausgaben oder gar nur einige Elemente derselben, speziell Kohlenstoff, Stickstoff und den eingeatmeten Sauerstoff, manchmal noch Schwefel und Phosphor ihrer Menge nach zu kennen, um wichtige Aufschlüsse über die Grösse und die Art des Stoffumsatzes zu erhalten.

Der **Stickstoff,** sowohl der Einnahmen als auch der Ausgaben, wird direkt bestimmt nach dem Prinzip der Kjeldahlschen Methode, bei der der Stickstoff der zu analysierenden Substanz durch Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure und Quecksilber in Ammoniak übergeführt und als solches bestimmt wird.

Der **Kohlenstoff** in den Einnahmen sowie im Harn und Kot wird durch Elementaranalyse ermittelt. Dagegen wird der exspirierte Kohlenstoff aus der Menge der ausgeatmeten Kohlensäure berechnet.

Der eingeatmete **Sauerstoff** wird entweder direkt bestimmt, indem man die Sauerstoffabnahme der Respirationsluft ermittelt, oder er wird aus anderen Daten der Stoffwechselbilanz berechnet.

Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung durch die Atmung bezeichnet man als „respiratorischen Stoffwechsel“.

Zur Ermittlung des respiratorischen Stoffwechsels bedient man sich 1. des Pettenkofer-Voitschen, 2. des Regnault-Reisetschen, 3. des Geppert-Zuntzschen Apparates.

Durch den ersten Apparat werden die gasförmigen Ausgaben des Körpers an Kohlensäure und Wasserdampf direkt bestimmt; hierzu atmet die Versuchsperson in einer luftdicht gebauten Kammer, durch die eine mittelst Gasuhr gemessene Menge Luft von bekanntem Kohlensäure- und Wasserdampfgehalt geleitet wird. In der aus der Kammer ausströmenden Luft wird die Zunahme an Kohlensäure und Wasserdampf bestimmt, indem man einen genau abgemessenen Teil der Luft durch gewogene mit Schwefelsäure für das Wasser, mit Kalilauge oder Natronkalk für die Kohlensäure beschickte Absorptionsgefässe gehen lässt, in denen der Wasserdampf und die Kohlensäure zurückgehalten werden. Die Gewichtszunahme der Absorptionsgefässe entspricht der Menge des zurückgehaltenen Wasserdampfes oder Kohlensäure. Aus den erhaltenen Werten kann die vom Versuchsobjekt abgegebene Menge Kohlensäure und Wasserdampf berechnet werden.

Der eingeatmete Sauerstoff wird indirekt bestimmt auf Grund folgender Ueberlegung. Die Summe sämtlicher Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) und des Körpergewichts zu Beginn des Versuchs muss gleich sein der Summe sämtlicher Ausgaben und des Körpergewichts am Ende des Versuchs. Daraus folgt:

Sauerstoff = (Endgewicht + Ausgaben) — (Anfangsgewicht + Nahrung).

Für diese Berechnung hat man also ausser den gasförmigen Ausgaben noch das Gewicht des Harns, Kotes und der Nahrung, sowie das Körpergewicht am Anfang und Ende des Versuchs zu bestimmen.

Der Respirationsapparat von Regnault und Reiset bezweckt direkte Bestimmung des eingeatmeten Sauerstoffs. Er besteht im wesentlichen aus einer luftdicht geschlossenen Kammer, in die von aussen nur reiner Sauerstoff zutritt, während die gebildete Kohlensäure von Kalilauge absorbiert wird. Die dadurch entstandene Verminderung des Gasvolums innerhalb der Kammer veranlasst die Aspiration neuer Mengen Sauerstoff. Der verbrauchte, in die Kammer eingetretene Sauerstoff kann dem Volumen nach bestimmt werden. Die Kalilauge enthält die ganze produzierte Menge Kohlensäure.

Während bei den vorstehenden beiden Methoden der Bestimmung des Gaswechsels auch die durch die Haut abgegebenen Mengen mitbestimmt werden, ist die Methode von Geppert und Zuntz nur auf die Ermittelung des Gaswechsels durch die Lungen beschränkt. Denn die Versuchsperson atmet nicht in einer geschlossenen Kammer, sondern bei geschlossener Nase durch ein Mundstück, das in Verbindung mit den sog. Müllerschen Ventilen die leichte Trennung von Inspirations- und Exspirationsluft gestattet.

Auch bei dieser Methode wird der aufgenommene Sauerstoff wie die abgegebene Kohlensäure direkt bestimmt, indem auf gasanalytischem Wege in abgemessenen Mengen Inspirations- und Exspirationsluft Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt festgestellt werden. Aus der gefundenen Differenz lässt sich dann, da die gesamte, während der Versuchsdauer ein- und ausgeatmete Luft durch eine Gasuhr gemessen wird, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure und des aufgenommenen Sauerstoffs berechnen.

Gelegentlich ist es auch von Interesse, den Umsatz an Schwefel und Phosphor und an Salzen zu kennen. Schwefel und Phosphor werden in den Einnahmen und im Kot durch Oxydation in Schwefelsäure und Phosphorsäure übergeführt und in dieser Form bestimmt. Durch den Harn werden Schwefel und Phosphor schon oxydiert als Schwefelsäure und Phosphorsäure ausgeschieden.

Die Salze werden in den Einnahmen und Ausgaben als Asche gewogen.

Das Wasser wird für gewöhnlich bei der Stoffwechselbilanz als solches in Rechnung gebracht.

Versuche über den Gesamtstoffwechsel müssen, sofern sie einen Wert für die Beurteilung des Stoffumsatzes im Körper haben sollen, sich über längere Zeitperioden erstrecken. Gewöhnlich werden die Ergebnisse solcher Versuche, sofern sie nicht schon an sich die Dauer von 24 Stunden haben, auf diese Zeit berechnet.

§ 2. Verwertung der Resultate der Stoffwechseluntersuchung.

Die Kohlenstoffbestimmung liefert die Grundlage zur Beurteilung des Verhaltens aller organischen Nahrungsstoffe im Körper. Besteht **Kohlenstoffgleichgewicht,** d. h. ist gerade so viel Kohlenstoff aufgenommen wie ausgeschieden, so wird eine der aufgenommenen Menge organischer Substanz gleiche Menge auch im Körper verbrannt. Wird mehr Kohlenstoff aufgenommen als ausgeschieden, so setzt der Körper organische Substanz an; wird dagegen mehr ausgeschieden als aufgenommen, so verliert der Körper von seinem Bestande an organischer Substanz.

Die Stickstoffbestimmung gibt Aufschluss über das Verhalten des Eiweiss im Körper, weil der in der Nahrung aufgenommene Stickstoff fast ausschliesslich im Eiweiss enthalten ist. Da den Eiweissstoffen im Mittel 16 % Stickstoff zukommt, so hat man die gefundene Stickstoffmenge mit 6,25 zu multiplizieren, um die betreffende Menge Eiweiss zu erhalten. Wird gerade so viel Stickstoff ausgeschieden wie aufgenommen, d. h. befindet sich der Körper im **Stickstoffgleichgewicht,** so wird alles aufgenommene Eiweiss zersetzt. Wird mehr Stickstoff aufgenommen als ausgeschieden, so erfolgt Eiweissansatz (Fleischmast). Gibt der Körper mehr Stickstoff ab, als er aufnimmt, so verliert er von seinem Eiweissbestand.

Im Eiweiss verhält sich die Menge des Stickstoffs zu der des Kohlenstoffs wie 1 : 3,3. Mit Hilfe dieser Zahl lässt sich aus den Ergebnissen der Stickstoffbestimmungen in Einnahmen und Ausgaben berechnen, wie viel von dem ein- und ausgeführten Kohlenstoff auf Eiweiss entfällt. Subtrahiert man den auf Eiweiss entfallenden Kohlenstoff von dem Gesamtkohlenstoff der Einnahmen oder Ausgaben, so erhält man den Teil des aufgenommenen oder ausgeschiedenen Kohlenstoffs, der auf die stickstofffreien Nahrungsstoffe Fett und Kohlehydrate kommt. Man kann so berechnen, wie viel stickstofffreie Nahrungsstoffe neben Eiweiss im Körper verbraucht werden und ob Ansatz oder Verlust stickstofffreier Körpersubstanz stattfindet.

Bestimmungen des eingeatmeten **Sauerstoffs** sind für die Beurteilung der Stoffwechselvorgänge von besonderer Bedeutung, weil die Menge des eingeatmeten Sauerstoffs beim Warmblüter ein Mass für die Gesamtgrösse der Verbrennung im Körper ist. Aus dem Sauerstoffverbrauch lässt sich nämlich auch berechnen, wie viel Wasserstoff neben Kohlenstoff im Körper oxydiert worden ist.

Bei Kaltblütern hat die Sauerstoffbestimmung weniger Wert, weil der eingeatmete Sauerstoff nicht gleich verbraucht, sondern für kürzere oder längere Zeit aufgespeichert wird, denn Kaltblüter können sogar einige Zeit in sauerstofffreier Atmosphäre leben. Warmblüter dagegen speichern keine erheblichen Mengen von Sauerstoff auf. Sie können die Sauerstoffzufuhr höchstens einige Minuten entbehren. Eine Ausnahme machen hierin nur die warmblütigen Winterschläfer, die während der Zeit des Wachens einen nicht unerheblichen Vorrat von Sauerstoff aufnehmen zu können scheinen.

Der **respiratorische Quotient**, d. i. das Volumverhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenommenen Sauerstoff gibt an, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff zur Verbrennung des durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlenstoffs verbraucht wird und wie viel auf die Oxydation anderer Elemente, speziell des Wasserstoffs, entfällt.

Wird nur Kohlenstoff durch den Sauerstoff zu Kohlensäure oxydiert, so entsteht ein dem verbrauchten Volumen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle gleich 1. Wird neben Kohlenstoff aber auch Wasserstoff oxydiert, so ist bei gleichem Sauerstoffverbrauch das Volumen der entstandenen Kohlensäure um so kleiner, je mehr Sauerstoff zur Bildung von Wasser verbraucht wurde; der respiratorische Quotient wird kleiner als 1.

Der respiratorische Quotient beträgt bei der Verbrennung von Kohlehydraten **1**, von Eiweiss **0,8**, von Fett **0,7**.

Die Kohlehydrate enthalten an sich schon so viel Sauerstoff, als zur Bindung ihres Wasserstoffs nötig ist, der eingeatmete Sauerstoff kann daher ganz zur Oxydation des Kohlenstoffs verwendet werden, 1 Liter verbrauchten Sauerstoffs liefert daher 1 Liter Kohlensäure. Eiweiss und Fett enthalten an sich noch nicht genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs; auf 1 Liter Sauerstoffverbrauch entfallen daher bei der Eiweissverbrennung nur 800 cm^3 Kohlensäure, bei der Fettverbrennung sogar nur 700 cm^3.

Der respiratorische Quotient kann auch grösser als 1 werden, wenn ein grösseres Volumen Kohlensäure ausgeschieden als Sauerstoff aufgenommen wird. Das ist der Fall, wenn im Körper sauerstoffreiche Substanzen zu sauerstoffärmeren, z. B. Kohlehydrate zu Fetten, reduziert werden.

Der respiratorische Quotient kann aber auch kleiner sein als bei reiner Fettverbrennung, wenn der eingeführte Sauerstoff in Form sauerstoffreicherer Verbindungen aufgespeichert wird.

Der respiratorische Quotient ist demnach je nach der Art der verbrannten Nahrungsstoffe beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Aber auch unabhängig von der Nahrung kann man ein periodisches Schwanken des respiratorischen Quotienten beobachten, indem zu der einen Zeit relativ mehr Kohlensäure ausgeschieden, zu einer anderen relativ mehr Sauerstoff aufgenommen wird, was

darauf hindeutet, dass der aufgenommene Sauerstoff nicht immer unmittelbar zur Bildung von Kohlensäure verwendet wird, sondern zuerst sauerstoffreichere Verbindungen bildet, die dann erst in einer späteren Periode zu Kohlensäure und Wasser vollständig oxydiert werden.

Die Bestimmungen des Schwefels und des Phosphors in Einnahmen und Ausgaben sind ebenfalls von Bedeutung für die Beurteilung des Eiweissstoffwechsels.

Die Wasserbilanz gibt nicht nur an, wie viel Wasser ein- und ausgeführt wurde, sondern auch wie viel Wasser bei der Verbrennung im Körper entstanden ist.

Für die durch den Kot ausgeschiedenen Stoffe muss hier noch bemerkt werden, dass der Kot nicht nur Endprodukte des Stoffwechsels, sondern auch unverdaute und nicht resorbierte Nahrungsbestandteile enthält. Die Menge der letzteren muss von der Menge der eingeführten Nahrung abgezogen werden, weil die nicht resorbierten Nahrungsstoffe nicht mit in die Berechnung der eigentlichen Stoffwechselgrösse gezogen werden dürfen. Es ist jedoch noch nicht möglich, die Menge der im Kot enthaltenen und nicht resorbierten Nahrungsstoffe getrennt von der der Stoffwechselprodukte genau zu bestimmen. Man schätzt für den Menschen den durch den Kot in Form von Stoffwechselendprodukten täglich ausgeschiedenen Stickstoff auf 1 g. Diese Schätzung gründet sich auf Beobachtungen über die Grösse der Kotausscheidung beim Hunger.

§ 3. **Beispiel einer Stoffwechselbilanz.**

Zur Erläuterung einer Stoffwechselbilanz sei folgender Fall angenommen. Ein Mann von 70 kg Anfangsgewicht verbleibe während 24 Stunden in der Kammer des Voitschen Respirationsapparates und ernähre sich mit Fleisch, Brot, Butter, Kartoffel, Kochsalz und Trinkwasser, wobei sein Körpergewicht auf 70,138 kg steige. Es sollen betragen:

1. Die Einnahmen durch die Nahrung (in Gramm):

Eiweiss	130,	darin	69	C,	21	N
Fett	100,	„	76	„	—	„
Kohlehydrate . . .	400,	„	176	„	—	„
Salze	30,	„	—	„	—	„
Wasser	2100,	„	—	„	—	„
Gesamtnahrung . .	2760,	darin	321	C,	21	N

2. Die Ausgaben durch Harn, Kot und Respiration (in Gramm):

Harn	1355,	darin 1280 H_2O,	24 Salz,	12 C,	18 N
Kot	120,	„ 85 „	6 „	18 „	3 „
Respiration . . .	1867,	„ 950 „	— „	250 „	— „
Gesamtausgaben .	3342,	darin 2315 H_2O,	30 Salz,	280 C,	21 N

Die Versuchsperson hätte demnach ausgegeben 3342 g. Diesen Ausgaben stehen gegenüber 2760 g Einnahmen in der Nahrung. Nun ist aber das Körpergewicht während der Versuchsdauer um 138 g gestiegen. Es muss deshalb ausser durch die Nahrung noch auf einem anderen Wege Stoff zugeführt worden sein und das ist der eingeatmete Sauerstoff.

3. Die Berechnung des eingeatmeten Sauerstoffs ergibt:

Sauerstoff = (Endgewicht + Ausgaben) — (Anfangsgewicht + Nahrung)
= (70138 + 3342) g — (70000 + 2760) g
= **720 g.**

4. Es ergibt sich demnach folgende Gesamtstoffbilanz (in Gramm):

Einnahmen (Nahrung + Sauerstoff) .	3480,	darin 321 C,	21 N,	30 Salz
Ausgaben	3342,	„ 280 „	21 „	30 „
Differenz	+ 138,	+ 41 C,	— N,	— Salz

Diese Tabelle lehrt folgendes:

1. Es besteht Stickstoffgleichgewicht, d. h. es ist gerade so viel Stickstoff ausgeschieden worden, wie im Nahrungseiweiss zugeführt wurde.

2. Es besteht kein Kohlenstoffgleichgewicht, denn es sind 41 g Kohlenstoff weniger ausgeschieden als eingeführt. Diese 41 g Kohlenstoff müssen im Körper abgelagert sein.

Aus den Stickstoffzahlen lässt sich berechnen, dass 69 g Kohlenstoff auf das eingeführte und ebensoviel auf das umgesetzte Eiweiss entfallen. Folglich sind 252 g Kohlenstoff in den eingenommenen und 211 g Kohlenstoff in den verbrannten stickstofffreien Nahrungsstoffen enthalten. Es hat demnach Ansatz von so viel stickstofffreier Substanz stattgefunden als 41 g Kohlenstoff entspricht.

3. Ob die abgelagerten 41 g Kohlenstoff in Form von Fett oder von Kohlehydrat im Körper enthalten sind, lässt sich entnehmen aus der Grösse des respiratorischen Quotienten. Das Volumen der ausgeschiedenen Kohlensäure beträgt 464 l; das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs 503 l. Hieraus berechnet sich der respiratorische Quotient:

$$RQ = \frac{\text{Vol. } CO_2}{\text{Vol. } O_2} = \frac{464}{503} = 0{,}92.$$

Dieser respiratorische Quotient von 0,92 ist kleiner als 1; d. h. es ist der eingeatmete Sauerstoff auch zur Oxydation von Wasserstoff verbraucht worden. Er ist aber viel grösser als der des Eiweiss, was so viel heisst, dass neben Eiweiss jedenfalls nur wenig Fett, dagegen vorwiegend Kohlehydrate verbrannt worden sind.

Im einzelnen lässt sich an den respiratorischen Quotienten noch folgende Betrachtung anknüpfen. Rechnet man aus, wie viel von dem eingeatmeten Sauerstoff nicht zur Verbrennung von Kohlenstoff, sondern zur Bildung von Wasser verbraucht ist, so erhält man hierfür 53 g Sauerstoff. Der dadurch gebundene Wasserstoff entstammt dem Eiweiss und Fett, nicht den Kohlehydraten, weil letztere ja schon genug Sauerstoff zur Bindung ihres Wasserstoffs enthalten.

Von dem Nahrungseiweiss sind etwa 116 g ausgenutzt und verbrannt. Von dem darin enthaltenen Wasserstoff und Sauerstoff ist abzuziehen erstens der auf den gebildeten Harnstoff entfallende Teil, und zweitens der Teil des Wasserstoffs, der durch den nun noch übrigen Sauerstoff des Eiweiss oxydiert werden kann; es bleiben dann noch 3,5 g Wasserstoff übrig, die zu ihrer Verbrennung 28 g des eingeatmeten Sauerstoffs in Anspruch nehmen.

Vom Nahrungsfett sind etwa 90 g ausgenützt, die zur Verbrennung ihres Wasserstoffs ausser dem schon in ihnen enthaltenen Sauerstoff noch 75,5 g nötig haben würden. Von dem eingeatmeten Sauerstoff stehen aber nur noch 53 — 28, d. s. 25 g zur Verfügung. Daher können nur etwa 30 g Fett oxydiert sein, die übrigen 60 g sind im Körper abgelagert. 60 g Fett enthalten 45 g Kohlenstoff; diese so berechnete Zahl stimmt annähernd mit der gefundenen (41 g) überein.

Es muss demnach der im Körper zurückgebliebene Kohlenstoff in Form von Fett abgelagert worden sein, während der Kohlenstoff der Kohlehydrate ganz oxydiert wurde.

4. Es wären also im Körper entsprechend den 41 g Kohlenstoff rund 55 g Fett abgelagert worden. Im ganzen hat sich jedoch eine Gewichtszunahme von 138 g, also 83 g mehr, gezeigt. Diese 83 g können nur als Wasser im Körper vorhanden sein. Die Wasserbilanz ergibt, dass 2100 g Wasser aufgenommen, 2315 g Wasser abgegeben worden sind, also mehr Wasser ausgeschieden als aufgenommen wurde. Doch muss berücksichtigt werden, dass im Körper bei der Verbrennung Wasser entstanden ist. Es wurden nämlich aus den verbrannten Kohlehydraten 222 g, aus dem verbrannten Eiweiss 48 g und aus dem verbrannten Fett 30 g, im ganzen 300 g Wasser gebildet. Davon sind ausgeschieden 215 g, während der Rest von 85 g im Körper zurückgeblieben ist. Diese berechnete Zahl stimmt ziemlich mit der beobachteten Zahl überein.

5. Die Salzbilanz zeigt, dass gerade so viel Salz ausgeschieden als aufgenommen wurde. Der Salzgehalt des Körpers hat also weder zu- noch abgenommen.

§ 4. Der Stoffwechsel unter verschiedenen Bedingungen.

Auf die Grösse des Stoffumsatzes haben Einfluss:
1. Menge und Zusammensetzung der zugeführten Nahrung;
2. Arbeitsleistung und Wärmeabgabe des Organismus;
3. Körpergrösse, Alter und Geschlecht.

I. Einfluss der Nahrung auf den Stoffwechsel.

A. Der Stoffwechsel beim Hunger.

Für das Verständnis der Stoffwechselvorgänge im Körper sind von grosser Wichtigkeit die Ergebnisse der Stoffwechselversuche beim Hunger, wenn also dem Körper gar keine Nahrung oder nur ein Teil der notwendigen Nahrungsstoffe zugeführt wird und er mehr oder weniger auf Kosten seiner eigenen Leibessubstanz die Verbrennungsprozesse unterhalten muss.

Der Hunger kann sein ein vollständiger, wenn gar keine Nahrungsstoffe zugeführt werden, oder ein teilweiser, wenn die Zufuhr nur einzelner Nahrungsstoffe ausfällt, oder wenn zwar sämtliche notwendigen Nahrungsstoffe, jedoch in unzureichender Menge eingeführt werden.

a) Absoluter Hunger.

Selbst wenn gar keine Nahrungsstoffe eingeführt werden, gehen die Verbrennungsprozesse doch weiter vor sich, sind aber in ihrer Grösse herabgesetzt. Es werden jedoch nicht alle Faktoren des Gesamtstoffwechsels in gleichem Masse beeinflusst. Die Ausscheidung von anorganischen Bestandteilen, Wasser und Salzen, nimmt im Verlaufe der Hungerperiode stetig ab und hört für das Kochsalz schliesslich ganz auf, während von den anderen Salzen speziell Kalium- und Calciumphosphat auch bis zum Eintritt des Hungertodes geringe Mengen zur Ausscheidung gelangen, da sie beim Zerfall der Gewebe fortwährend entbehrlich werden. Kurz vor Eintritt des Todes kommt es gewöhnlich zu einem Ansteigen der Wasser- und Salzausfuhr, was mit einer prämortalen Steigerung des Gewebszerfalls zusammenfällt (siehe unten).

Die Kohlensäureausscheidung sinkt am meisten in den ersten Hungertagen, während der späteren Hungertage nimmt sie nur wenig mehr ab. Genaue Zahlenangaben lassen sich hierüber schwer machen, weil die Abnahme der Kohlensäureausscheidung abhängig

ist von der Menge und der Art der kurz vor Beginn des Hungers zugeführten Nahrung.

Die Sauerstoffaufnahme ist beim Hunger ebenfalls vermindert, doch nicht in dem Masse, wie die Kohlensäureausscheidung. Es ist deshalb die Verbrennungsgrösse im Hunger gegenüber der Verbrennungsgrösse beim ernährten Organismus nicht so beträchtlich vermindert, als der Abnahme der Kohlensäurebildung entsprechen würde. Es wird im Hunger zwar weniger Kohlenstoff, dafür aber mehr Wasserstoff verbrannt, so dass der Sauerstoffverbrauch höchstens um 20—25% vermindert ist. Deshalb wird der respiratorische Quotient in den ersten Hungertagen rasch kleiner, um dann auf einer ziemlich konstanten Grösse bis einige Tage vor Eintritt des Hungertodes zu bleiben. Der konstant bleibende Wert des respiratorischen Quotienten ist um so kleiner, je mehr Fett der Körper in sich aufgespeichert hat. Bei fettreichen Versuchstieren hat der respiratorische Quotient eine Grösse, wie sie etwa bei reiner Fettverbrennung sein müsste. In den letzten Tagen vor Eintritt des Hungertodes nimmt jedoch der respiratorische Quotient wegen vermehrten Eiweissverbrauchs wieder zu.

Der Eiweissverbrauch (die Stickstoffausscheidung) sinkt in den ersten Hungertagen rasch auf mehr als die Hälfte, bleibt dann für einige Tage konstant und steigt zuletzt bis zum Eintritt des Hungertodes wieder an und zwar unter Umständen auf eine grössere Zahl als vor dem Hunger. Der Verlauf des Eiweissverbrauches während des Hungers ist abhängig von der Menge der im Körper abgelagerten stickstofffreien Brennmaterialien, von denen, da Kohlehydrate (Glykogen) bereits in den ersten Tagen verbraucht werden, nur das Fett von besonderer Bedeutung sein kann. Je länger der Fettvorrat vorhält, um so länger dauert es, bis die Steigerung der Stickstoffausscheidung eintritt. Dass die Stickstoffausscheidung erst nach einigen Hungertagen ihr Minimum erreicht, um dann für einige Zeit konstant zu bleiben und zuletzt wieder anzusteigen, beruht offenbar darauf, dass das Eiweiss im Anfang leichter, später schwerer als Fett vom Organismus zur Bestreitung der Verbrennungsprozesse herangezogen werden kann.

Der Stoffverlust beim Hunger betrifft nicht alle Organe in demselben Masse. Hauptsächlich sind dabei das Fettgewebe, die Muskeln und die grossen Unterleibsdrüsen, weniger das Herz, das Gehirn und die Atemmuskulatur beteiligt. Mit dem Hunger muss demnach ein fortwährender Schwund an Körpergewicht einhergehen, der in den ersten Hungertagen am grössten ist und zu zwei Dritteln durch

Wasserverlust, zu einem Drittel durch Verlust an Körpereiweiss und Fett bedingt ist; der Fettverlust beträgt dem Gewichte nach das Zwei- bis Vierfache des Eiweissverlustes.

Der Eintritt des Todes ist daher abhängig von dem Ernährungszustande bei Beginn des Hungers und erfolgt ungefähr dann, wenn mehr als die Hälfte des Körpergewichtes verloren gegangen ist.

Neben dem Stoffverlust bedingt der Hunger noch folgende Erscheinungen: die Herzthätigkeit wird schwächer, die Zahl der Herzschläge ist vermindert. Es stellt sich allgemeine Schwäche ein (psychischer Depressionszustand). Die Körpertemperatur erleidet erst kurz vor Eintritt des Todes eine erhebliche Abnahme. Das bei der Darmfäulnis entstandene Indol und die aromatischen Oxysäuren verschwinden aus dem Harn, dagegen wird bis zum Eintritt des Todes Phenolschwefelsäure durch den Harn ausgeschieden.

b) **Partieller Hunger.**

Werden nur einzelne Bestandteile der zum Leben nötigen Nahrung zugeführt, oder alle aber in zu geringen Mengen, so wird der Eintritt des Hungertodes nur verzögert.

1. Mangel an Wasser in der Nahrung führt sogar rascher als absoluter Hunger zum Tode, offenbar deshalb, weil zum normalen Ablauf der Stoffwechselvorgänge ein bestimmtes Verhältnis von Wasser und Trockensubstanz im Körper gegeben sein muss. Ueberdies wird die Aufnahme trockener Nahrung sehr bald verweigert, so dass Mangel an Wasser zuletzt absoluten Hunger zur Folge hat.

2. Salzhunger. Bei vollständiger Entziehung der Salze in der Nahrung nimmt die Salzausscheidung stetig ab und die des Kochsalzes hört schliesslich vollständig auf, schon zu einer Zeit, wo noch beträchtliche Mengen von Kochsalz im Körper enthalten sind. Kalium- und Calciumphosphate werden dagegen fortgesetzt ausgeschieden. Durch Zufuhr organischer Nahrungsstoffe wird zwar die Ausscheidung dieser letzteren Salze etwas herabgesetzt, weil die aus dem Zerfall der Gewebe hervorgegangenen Salze offenbar wieder zur Regeneration dieser Gewebe benützt werden können. Ein Teil geht aber trotzdem fortwährend verloren und da ein gewisses Verhältnis von Salzen, gerade so wie von Wasser, zu den organischen Bestandteilen für die Erhaltung des Lebens notwendig ist, so tritt nach einiger Zeit doch der Tod unter Erscheinungen von Schwäche und Lähmung ein.

3. Mangel an sämtlichen organischen Bestandteilen in der Nahrung. Wenn gar keine organischen Nahrungsbestandteile, sondern nur Wasser und Salz zugeführt werden, so tritt

schliesslich auch der Hungertod ein. Die Erscheinungen des Stoffumsatzes sind dabei im wesentlichen dieselben, wie beim absoluten Hunger: es verbraucht der Organismus seine eigene Körpersubstanz, nur tritt der Hungertod etwas später ein.

4. Eiweisshunger.

Wegfall der Eiweissstoffe aus der Nahrung bei genügender Zufuhr von Wasser, Salzen, Kohlehydraten und Fett führt zum Verlust von Körpereiweiss und dadurch zum Hungertode, weil Fett und Kohlehydrate nicht im stande sind, den Organismus vor Verlust an Körpereiweiss zu schützen. Der tägliche Eiweissverlust ist allerdings etwas geringer wie beim absoluten Hunger und es tritt deshalb der Tod später und ohne prämortale Steigerung der Stickstoffausscheidung ein.

Trotz des Verlustes an Körpereiweiss kann dann bei reichlicher Fett- oder Kohlehydratzufuhr noch Fettansatz erfolgen.

Auch Zufuhr von Leim kann den Verlust an Körpereiweiss nicht verhindern. Freilich ist der Verlust an Körpereiweiss bei Zufuhr von Leim geringer, als bei Zufuhr von Fett und Kohlehydraten allein. Proteosen dagegen sind im stande, den Eiweissverbrauch des Körpers vollständig zu decken.

5. Mangel an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung bei genügender Eiweisszufuhr.

Fett und Kohlehydrate können wenigstens bei den Fleischfressern vollständig durch Eiweiss ersetzt werden. Beispielsweise kann ein Hund durch Ernährung mit magerem Fleisch, das fast reine Eiweissnahrung ist, auf seinem Bestande erhalten werden. Die Ernährung des Menschen mit Eiweiss allein ist längere Zeit hindurch nicht durchführbar, weil er die hierzu nötige Fleischmenge nicht verdauen kann.

6. Werden alle nötigen Nahrungsstoffe in den Körper eingeführt, aber nicht in hinreichender Menge, so sind zwei Fälle zu unterscheiden: 1. Die Menge reicht absolut nicht aus; der Körper zehrt stetig von seinem eigenen Bestande weiter, dann muss schliesslich auch der Hungertod eintreten, aber bedeutend später als beim absoluten Hunger. 2. Die Menge der eingeführten Nahrungsstoffe ist nur relativ unzureichend, um den Bestand des Körpers zu Beginn des Hungers zu erhalten. Es verliert in diesem Falle der Körper so viel von seiner Substanz, bis die zugeführte Nahrung mit dem Verbrauche im Gleichgewicht ist. Nun bleibt der Körper auf dem erreichten Bestand. Der Körper magert in diesem Falle ab, geht aber nicht zu Grunde.

B. Stoffwechsel bei ausreichender Nahrungszufuhr.

Die Nahrungszufuhr veranlasst eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels gegenüber dem Hunger. Indes verhält sich der tierische Organismus nicht etwa wie ein Ofen, der um so mehr Brennmaterial verbrennt, je mehr ihm zugeführt wird, denn er kann einen beträchtlichen Teil des zugeführten Brennmaterials in sich ablagern. Ausserdem ist diese Stoffwechselsteigerung weniger abhängig von der absoluten Menge des zugeführten Brennmaterials, als von dessen Zusammensetzung.

1. Einfluss des Eiweiss auf den Stoffwechsel.

Der Einfluss des Eiweiss auf den Stoffwechsel lässt sich am besten untersuchen bei Fleischfressern, denen man ausser Wasser und Salz nur noch Eiweiss in der Nahrung zuzuführen braucht. Gesetzt den Fall, es werde ein Hund mit so viel Eiweiss ernährt, als er umsetzt, so besteht Stickstoffgleichgewicht, denn die Stickstoffeinnahmen sind gleich den Stickstoffausgaben. Wird nun bei dem in Stickstoffgleichgewicht befindlichen Hund mehr Eiweiss in der Nahrung eingegeben, so wird der weitaus grössere Teil des mehr zugeführten Eiweiss verbrannt, nur ein kleiner Teil im Körper als Fleisch angesetzt.

Durch den Fleischansatz wird aber die Grösse des Eiweissbedürfnisses gesteigert, weil sie abhängig ist von dem Fleischgewichte des Körpers. Entspricht das Eiweissbedürfnis des neuen Fleischbestandes der zugeführten grösseren Menge Nahrungseiweiss, so ist das Stickstoffgleichgewicht wiederhergestellt. Die Möglichkeit eines derartigen Fleischansatzes ist allerdings eine beschränkte, weil sehr grosse Eiweissmengen von den Verdauungsorganen nicht mehr bewältigt werden können.

Wird bei einem Hunde, der sich bei ausschliesslicher Eiweisszufuhr im Stickstoffgleichgewicht befindet, weniger Eiweiss in der Nahrung eingeführt, so verliert der Körper von seinem Fleischbestande, bis dieser eine solche Grösse erreicht hat, dass das zugeführte Eiweiss dem Eiweissbedürfnisse des Fleischbestandes wieder entspricht und wiederum Stickstoffgleichgewicht hergestellt ist. Von einer unteren Grenze der Eiweisszufuhr ab stellt sich das Stickstoffgleichgewicht freilich nicht mehr her, es zersetzt der Körper fortwährend mehr Eiweiss, als ihm zugeführt wird, und die Folge davon ist der Hungertod.

Die kleinste Menge Eiweiss, mit der sich das Tier bei reiner Eiweissnahrung auf Stickstoffgleichgewicht setzen kann, muss aber

beträchtlich grösser sein als die im absoluten Hunger zersetzte Eiweissmenge. Wird nämlich einem Tier in der Nahrung gerade so viel Eiweiss verabreicht, als es im absoluten Hunger zersetzt, so tritt nicht Stickstoffgleichgewicht ein, sondern das Tier zersetzt neben dem eingeführten noch weiter von seinem Körpereiweiss. Je mehr Eiweiss nun in der Nahrung zugeführt wird, desto geringer ist der Verlust an Körpereiweiss und wenn rund 2½mal so viel Eiweiss in der Nahrung eingegeben, als im absoluten Hunger zersetzt wird, dann tritt erst Stickstoffgleichgewicht ein.

Die Ergebnisse der Stoffwechselversuche mit reiner Eiweissnahrung führen also zu folgenden Sätzen:

1. Innerhalb gewisser Grenzen kann sich der Körper mit beliebig grossen Mengen eingeführten Eiweiss auf Stickstoffgleichgewicht stellen.

2. Vermehrte Eiweisszufuhr steigert auch den Eiweissumsatz.

Dieser gesteigerte Eiweissumsatz ist als „Luxuskonsumtion" aufgefasst worden, dürfte aber doch nicht unzweckmässig sein, weil dadurch die Leistungsfähigkeit des Körpers erhöht wird.

2. Der Einfluss des Fettes und der Kohlehydrate auf den Stoffwechsel.

Wird ein Mensch mit gemischter Nahrung (Eiweiss, Fett, Kohlehydrate, Wasser und Salze) auf Stoffwechselgleichgewicht gesetzt, und wird dann die Menge der stickstofffreien Nahrungsstoffe (Fett und Kohlehydrate) vergrössert, so wird dadurch der Umsatz der stickstofffreien Substanzen gesteigert, aber der Eiweissumsatz dafür annähernd entsprechend den Gesetzen der Isodynamie (siehe S. 98) eingeschränkt, so dass in Wirklichkeit keine allgemeine Steigerung der Verbrennungsgrösse resultiert. **Fett und Kohlehydrate wirken also eiweisssparend**, das ersparte Eiweiss wird als Fleisch im Körper angesetzt. Besteht alsdann noch ein Ueberschuss an Fett und Kohlehydraten in der Nahrung, so wird dieser im Körper ganz und zwar vorwiegend als Fett abgelagert.

Zwischen Fett und Kohlehydraten besteht hinsichtlich ihres Einflusses auf die Stoffwechselgrösse kein wesentlicher Unterschied, nur werden die Kohlehydrate leichter verbrannt als die Fette und wirken viel stärker eiweisssparend; im übrigen können sie sich gegenseitig nach den Gesetzen der Isodynamie vollständig vertreten.

Auch der Leim wirkt eiweisssparend, nur in noch viel höherem Grade als sogar die Kohlehydrate.

Wenn, wie in dem erwähnten Falle des Stoffwechselgleichgewichts mit gemischter Kost, nur die Zufuhr von Fetten, Kohlehydraten oder Leim gesteigert wird, dagegen die Zufuhr des Eiweiss gleich bleibt, dann ist die Eiweisserspamis nicht von grossem Betrage. Es kann in solchem Falle durch Leim bis zu 30 % Eiweiss erspart werden, durch Kohlehydrate nur bis etwa 15 %, durch Fett noch weniger. Anders dagegen gestaltet sich die Eiweissersparnis, wenn zugleich mit der Steigerung der anderen Nahrungsstoffe die Zufuhr von Eiweiss vermindert wird. Wenn man Eiweiss der Nahrung durch Fett, Kohlehydrate oder Leim ersetzt, so kann man mit viel geringeren Mengen Eiweiss den Eiweissbestand des Körpers erhalten, als bei vorwiegender Eiweisskost. Das Minimum der Eiweisszufuhr bei gemischter Kost oder das unentbehrliche Eiweiss (siehe S. 98) ist für den Menschen auf etwa 70 g täglich zu schätzen; man hat sogar beobachtet, dass kurze Zeit hindurch bloss 40 g Eiweiss genügen. Bei solch geringen Mengen Nahrungseiweiss müssen aber mehr Fette und Kohlehydrate zugeführt werden, als nach den Gesetzen der Isodynamie streng genommen erforderlich wäre. Dabei verhalten sich die Nahrungsstoffe, die das Eiweiss ersetzen können, verschieden: am günstigsten wirkt der Leim; weniger günstig wirken schon die Kohlehydrate, am ungünstigsten die Fette. Für die Fette kommt hierbei noch in Betracht, dass übermässige Zufuhr derselben sogar eine Steigerung des Eiweissverbrauches bedingen kann.

Wird bei ausreichender gemischter Nahrung die Eiweisszufuhr gesteigert, so tritt folgendes ein:

1. Das Mehr an zugeführtem Eiweiss wird, ähnlich wie bei reiner Eiweissnahrung zum Teil angesetzt, zum Teil verbrannt. Auch bei gemischter Kost wird demnach durch vermehrte Eiweisszufuhr Steigerung des Eiweissumsatzes bewirkt.

2. Jedoch wird durch die Mehrverbrennung des Eiweiss die Fett- und Kohlehydratverbrennung etwas eingeschränkt, so dass es zum Fettansatz kommen kann.

3. Anderseits wirken Fett und Kohlehydrate auch hier insofern eiweisssparend, als ein relativ grösserer Teil des Eiweiss angesetzt, ein geringerer Teil verbrannt wird, als bei reiner Eiweissnahrung.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass die verschiedenen Nahrungsstoffe sich nicht gleichartig im Organismus verhalten. Im allgemeinen neigt der Körper dazu, das Eiweiss den Fetten und Kohlehydraten vorzuziehen.

Ferner ergibt sich, dass der Körper durch verschiedene Mischungsverhältnisse der Nahrungsstoffe auf seinem Stoffbestand erhalten werden kann. Es fragt sich nun: welches ist die zweckmässigste Art der Mischung? Die zweckmässigste Art der Mischung oder **das rationelle Kostmass** ist für den erwachsenen Mann 100 g Eiweiss, 60 g Fett, 400 g Kohlehydrate. Zu diesen Zahlen ist man gekommen durch Untersuchung der Stoffwechselgrösse bei verschiedenen Menschen. Dabei hat sich noch als bemerkenswert herausgestellt, dass die Zahlen bei Menschen mit verschiedener Beschäftigung und an verschiedenen Orten keine grossen Verschiedenheiten aufweisen.

Rechnet man die 60 g Fett auf Grund des Gesetzes der Isodynamie in Kohlehydrate um, so ergibt sich im täglichen Kostmass ein Verhältnis von Eiweiss zu den Kohlehydraten wie 1 : 5,5.

Wird durch die Ernährung nicht nur eine Erhaltung des Stoffbestandes im Körper bezweckt, sondern soll der Körper durch Fleisch- oder Fettansatz auf einen höheren Stoffbestand gebracht werden, so müssen entsprechend mehr Nahrungsstoffe gereicht werden. Auch hierbei ist es durchaus nicht gleichgültig, welcher der Nahrungsstoffe in seiner Zufuhr gesteigert wird, um entweder Fleischmast oder Fettmast zu erzielen.

Fleischmast kann nur erzielt werden durch Eiweisszufuhr, denn aus Fett und Kohlehydraten wird kein Fleisch gebildet. Bei vorwiegender Eiweissnahrung kann beim Menschen aber nur ein geringer Fleischansatz durch die Steigerung der Eiweisszufuhr erzielt werden. Am günstigsten für den Fleischansatz sind mittlere Gaben Eiweiss neben reichlichen Mengen Fett und Kohlehydraten. Für beträchtlichen Eiweissansatz sind aber noch andere Bedingungen als die Art der Nahrungszufuhr massgebend; so wird der Fleischansatz (Zunahme des Muskelgewebes) vor allem begünstigt durch zweckmässige Muskelübung (Training).

Fettmast. Das im Körper abgelagerte Fett entstammt

a) dem Nahrungsfett. Denn wird ein in seiner Zusammensetzung dem Körper fremdes Fett, z. B. Rüböl mit Erucasäure, in der Nahrung zugeführt, so findet man danach dieses Fett im Körper abgelagert;

b) den eingeführten Kohlehydraten, aus denen Fett durch Reduktion und Synthese gebildet wird. Bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten erfolgt nämlich neben Glykogenansatz auch Ansatz von Körperfett. Dementsprechend kann dann der respiratorische

Quotient grösser als 1 werden, d. h. es müssen Kohlehydrate im Körper reduziert und in Fett umgewandelt werden, wobei Sauerstoff frei wird, der neben dem eingeatmeten Sauerstoff zur Kohlensäurebildung verwendet werden kann.

c) Dass auch aus Eiweiss Fett im Körper gebildet wird, ist zwar behauptet, aber nicht einwandfrei nachgewiesen worden.

Um Fettmast zu erzielen, ist die Zufuhr reichlicher Mengen von Fett und Kohlehydraten neben mittleren Gaben Eiweiss am günstigsten.

3. Der Einfluss des Wassers und der Salze.

Die Steigerung der Trinkwasserzufuhr bewirkt keine Veränderung der Stoffwechselgrösse, sondern nur am ersten Tage eine beträchtliche Zunahme der Stickstoffausfuhr infolge besserer Ausspülung der stickstoffhaltigen Endprodukte aus dem Körper.

Ebensowenig wird durch vermehrte Kochsalzzufuhr eine Veränderung der Stoffwechselgrösse bewirkt.

4. Einfluss der Genussmittel.

Zufuhr von Alkohol ändert die Stoffwechselgrösse nicht. Der Alkohol wird im Körper gerade so wie die anderen stickstofffreien Nahrungsstoffe und zwar schon kurze Zeit nach seiner Einfuhr vollständig verbrannt und kann deshalb Kohlehydrate und Fett in der Nahrung vertreten. Da aber der Alkohol ein stark wirkendes Nervengift ist, so kann er nicht als wertvolles Brennmaterial angesehen werden.

Ueber die Wirkung anderer Genussmittel auf den Stoffwechsel sind die Angaben sehr widersprechend.

5. Einfluss des Sauerstoffs.

Willkürliche Verstärkung oder Abschwächung der Atemthätigkeit hat gar keinen Einfluss auf den Stoffwechsel, soweit nicht durch verminderte oder vermehrte Ventilation die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung für wenige Atemzüge etwas verändert wird und nicht die veränderte Thätigkeit der Atemmuskulatur allein die Verbrennungsgrösse beeinflusst. Verminderung des Hämoglobingehaltes des Blutes durch Blutentziehung bis auf die Hälfte bewirkt auch keine Veränderung der Stoffwechselgrösse, weil in diesem Falle immer noch durch vermehrte Atem- und Herzthätigkeit und bessere Ausnützung des Oxyhämoglobins der Sauerstoffbedarf des Körpers vollständig gedeckt werden kann. Tritt aber wirklich

Mangel an Sauerstoff ein, z. B. bei anhaltender Atemnot oder bei übermässiger Arbeitsleistung, so nimmt die Stoffwechselgrösse nicht etwa ab, sondern im Gegenteil zu. Namentlich kommt es zu einer beträchtlichen Steigerung des Eiweisszerfalls. Die Verbrennung ist in dem Falle eine unvollständige, was sich darin äussert, dass erhebliche Mengen von Milchsäure durch den Harn ausgeschieden werden (siehe S. 36).

Ebenso hat Steigerung oder Verminderung des Luftdrucks innerhalb weiter Grenzen keinen Einfluss auf die Verbrennungsgrösse des Körpers.

II. Einfluss der Leistungen und der Wärmeabgabe auf den Stoffwechsel.

a) Einfluss der Muskelarbeit.

Bei der Arbeit nimmt der respiratorische Stoffwechsel, mithin die gesamte Verbrennungsgrösse zu. Es können dabei die Verbrennungsprozesse auf das Vier- bis Fünffache ihres Betrages in der Ruhe gesteigert werden. Der respiratorische Quotient zeigt bei mässiger Arbeit keine Veränderung gegenüber dem der Ruhe. Bei angestrengter Arbeit dagegen kann die Kohlensäureausscheidung stärker steigen, als die Sauerstoffaufnahme, so dass dann der respiratorische Quotient grösser wird.

Der Eiweissumsatz wird für gewöhnlich durch Arbeitsleistung nicht gesteigert; es muss demnach der Arbeitsleistung eine Mehrverbrennung von stickstofffreier Substanz, Kohlehydraten oder Fett zu Grunde liegen. Manchmal findet sich jedoch auch Steigerung der Stickstoffausfuhr bei Arbeitsleistung, und das ist immer der Fall bei ausschliesslicher oder vorwiegender Eiweissnahrung. Wenn in gemischter Nahrung hinreichend Fett und Kohlehydrate eingeführt werden, dann tritt keine Vermehrung der Stickstoffausscheidung ein. Der Körper bevorzugt bei der Arbeitsleistung in der Regel stickstofffreies Brennmaterial. Es kann aber selbst bei gemischter Kost mit reichlicher Zufuhr von Fett und Kohlehydraten zu einer Steigerung des Eiweissverbrauches kommen, nämlich bei ganz erschöpfenden Arbeitsleistungen, was vielleicht darauf beruht, dass durch die angestrengte Arbeit das Muskelgewebe geschädigt wird.

Bei der Arbeitsleistung muss die Menge der zugeführten Nahrung, um den Körper auf seinem Stoffbestande zu erhalten, grösser sein als in der Ruhe. In dem für diesen Fall berechneten rationellen Kostmass wird gefordert: Eiweiss 130 g, Fett 100 g, Kohle-

hydrate 500 g. Dass in diesem Kostmass auch eine grössere Menge Eiweiss gefordert wird, ist darin begründet, dass der angestrengt Arbeitende eine stärker entwickelte Muskulatur, d. h. einen grösseren Eiweissbestand und damit ein grösseres Eiweissbedürfnis hat als der wenig oder nicht Arbeitende. Zudem bezweckt die richtige Ernährung eines Arbeiters nicht nur ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, sondern, da die Leistungsfähigkeit abhängig ist von der Grösse seiner Muskelmasse, diese durch Fleischmast zu vermehren.

b) **Einfluss der Verdauungsarbeit.**

Zu den Leistungen des Körpers muss auch der Aufwand an Kraft gerechnet werden, die bei der Verdauung und Resorption verbraucht wird. Man nennt diese Leistung kurz die Verdauungsarbeit, und versteht darunter die Drüsenthätigkeit, Bewegungen des Verdauungsschlauches und die Thätigkeit, die die Epithelzellen des Darmes bei der Aufnahme der Stoffe aus dem Darminhalt und der Abgabe an Blut oder Lymphe entfalten. Es ist vorerst noch nicht möglich, zu entscheiden, wieviel von der Stoffwechselsteigerung bei einem ruhenden Menschen nach Nahrungsaufnahme auf Rechnung der vermehrten Zufuhr von Brennmaterial und wie viel auf Rechnung der Verdauungsarbeit zu setzen ist. Es unterliegt aber keinem Zweifel, dass die Verdauungsarbeit eine beträchtliche Zunahme des Stoffwechsels zur Folge haben kann, ja es wird sogar behauptet, dass der Unterschied zwischen den Stoffwechselgrössen eines nüchternen und eines gefütterten Organismus ganz durch die Verdauungsarbeit bedingt sei. Die Verdauungsarbeit soll aber nicht auf Kosten von Fett oder Kohlehydraten, sondern vorwiegend auf Kosten der Eiweisskörper geschehen; während der Verdauung nämlich wird am allermeisten Eiweiss zersetzt; gerade zu dieser Zeit ist die Stickstoffausscheidung durch den Harn am grössten.

c) **Einfluss der Wärmeabgabe.**

Der menschliche Körper hat eine von der Aussentemperatur unabhängige Eigenwärme, die er durch ununterbrochene Verbrennungsprozesse auf ihrer Höhe erhält (siehe Kapitel XIII). Fortwährend verliert er Wärme, die durch Verbrennung neuer Mengen von Nahrungsstoffen ersetzt werden muss. Die Grösse der Wärmeabgabe des Körpers ist abhängig von der Aussentemperatur. Je niedriger diese ist, um so mehr Wärme verliert der Körper und um so grösser muss die Verbrennung sein, um die Körpertemperatur konstant zu erhalten. Die Stoffwechselgrösse nimmt deshalb mit sinkender Aussentemperatur zu, mit steigender ab. Diese Stoff-

wechseländerung betrifft vorzugsweise die Fett- und Kohlehydratverbrennung. Die Zunahme der Stoffwechselgrösse bei vermehrter Wärmeabgabe beruht auf reflektorischer Steigerung der Verbrennungen in den Muskeln, die sich sogar in Muskelkontraktionen (Muskelzittern!) äussert.

Die Fähigkeit des menschlichen Körpers, grossen Schwankungen der Aussentemperatur sich anzupassen, ist freilich eine begrenzte. Bei sehr niedriger Temperatur kann der Wärmeverlust grösser werden als die Wärmebildung. Dadurch kommt es zu einem Sinken der Körpertemperatur. Je tiefer die Körpertemperatur sinkt, um so träger verläuft aber der ganze Lebensprozess, um so weniger Wärme wird dann gebildet, bis zuletzt die Verbrennungsprozesse überhaupt aufhören und der Erfrierungstod eintritt. Ist die Aussentemperatur so gross, dass der Körper mehr Wärme bildet, als er abgeben kann, dann steigt die Körpertemperatur. Die Folge davon ist aber eine Steigerung der Intensität der Lebensprozesse, es wird mehr Wärme gebildet und es kommt zuletzt zu einer Ueberhitzung des Körpers, die ebenfalls zum Tode führt. Bei dieser Stoffwechselsteigerung ist auch der Eiweissverbrauch beträchtlich gesteigert.

Innerhalb der Grenzen des Anpassungsvermögens hat demnach niedrige Aussentemperatur Steigen des Stoffwechsels, hohe Aussentemperatur Sinken des Stoffwechsels zur Folge. Ausserhalb dieser Grenzen ist aber gerade das Umgekehrte der Fall: bei niedriger Temperatur Herabsetzung, bei höherer Temperatur Zunahme des Stoffumsatzes. Im letzteren Falle verhält sich der Mensch geradeso wie die Kaltblüter, bei denen die Grösse des Stoffumsatzes mit der Aussentemperatur steigt oder fällt.

Uebrigens ist zu betonen, dass für die Wärmeregulation des Menschen ausser der reflektorischen Veränderung der Stoffwechselgrösse noch in viel höherem Masse andere zur Regulation der Wärmeabgabe dienende Vorgänge in Betracht kommen (siehe S. 156).

d) Einfluss der Sinneserregungen und Geistesthätigkeit.

Hautreize, starke Lichteindrücke steigern Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme. Deshalb ist auch im Schlafe der respiratorische Stoffumsatz beträchtlich herabgesetzt, wozu noch kommt, dass sämtliche Muskelbewegungen ausser Herz- und Atemthätigkeit während des Schlafs auf ein Minimum reduziert sind und auch der Muskeltonus, der die Haltung des Körpers bedingt, nachlässt. Der Eiweissumsatz wird durch den Schlaf nicht beeinflusst.

Ein Einfluss der geistigen Arbeit auf den Stoffwechsel konnte bis jetzt nicht sicher festgestellt werden.

III. **Einfluss der Körpergrösse, des Alters und Geschlechts auf den Stoffwechsel.**

Kleine Individuen haben einen relativ grösseren Stoffverbrauch als grössere, weil die wärmeabgebende Oberfläche im Verhältnis zur wärmeproduzierenden Gesamtmasse des Körpers bei kleinen Individuen grösser ist als bei grossen, die ersteren also relativ mehr Wärme produzieren müssen, um eine konstante Körpertemperatur zu erhalten, als die letzteren. Deshalb ist der Stoffwechsel auch beim Kinde relativ grösser, absolut dagegen kleiner, als beim Erwachsenen (siehe auch S. 98). Im Greisenalter ist der Stoffwechsel kleiner als im mittleren Lebensalter. Wegen der verschiedenen Körpergrösse ist auch der Stoffumsatz beim Weibe kleiner als beim Mann, weshalb auch das für das Weib aufgestellte Kostmass eine geringere Nahrungszufuhr fordert als für den Mann. Es werden für die erwachsene, ruhende Frau verlangt: 90 g Eiweiss, 40 g Fett, 350 g Kohlehydrate. Während der Schwangerschaft ist der Stoffumsatz gesteigert. Im übrigen hat das Geschlecht an sich keinen Einfluss auf die Stoffwechselgrösse.

2. Teil. **Kraftumsatz und Kraftauslösung.**

Die chemische Spannkraft der organischen Körpersubstanz wird bei der physiologischen Verbrennung in lebendige Kraft, Wärme und Muskelbewegung, umgesetzt.

Die Veranlassung zu diesem Kraftumsatz liegt teils in der lebendigen Substanz selbst, teils aber besteht sie in Reizen, die auf die lebendige Substanz wirken. Diese Reize haben ihren Ursprung entweder im Körper selbst und dienen der Regelung der Beziehungen der einzelnen Organe zu einander, oder sie entstammen der Aussenwelt und vermitteln durch ihre erregende Wirkung die Beziehung des Körpers zu seiner Umgebung. Zur Aufnahme der äusseren Reize besitzt der Körper besondere Organe, die Sinnesorgane. Die Erregung wird von den Sinnesorganen durch einen besonderen Reizleitungsapparat, das Nervensystem, den Gebilden zugeleitet, in denen der Kraftumsatz hauptsächlich statt hat, das sind die Muskeln.

Die Lehre vom Kraftumsatz und der Kraftauslösung umfasst demnach folgende Kapitel:

1. Tierische Wärme.
2. Bewegung (Muskelkontraktion).
3. Funktionen des Nervensystems.
4. Funktionen der Sinnesorgane.

Kapitel XIII. **Tierische Wärme.**

1. **Wärmeproduktion.**

Die im tierischen Körper gebildete Wärme entstammt der chemischen Spannkraft der verbrannten Nahrungsstoffe. Es wird im ruhenden Körper, wenn keine Kraft für äussere Arbeit verbraucht

wird, so viel Wärme gebildet, als der bei den Verbrennungsprozessen frei gewordenen chemischen Spannkraft entspricht. Das Gesetz der Erhaltung der Kraft gilt also auch für den Kraftumsatz des lebendigen Körpers.

Dem Körper kann übrigens Wärme auch zugeführt werden durch Aufnahme von Speisen und Getränken, die wärmer sind als der Körper. Diese Wärmezufuhr ist aber nur von geringem Betrage und kommt überdies nicht regelmässig vor.

Im arbeitenden Körper ist die ganze umgesetzte Kraft gleich der Summe der gebildeten Wärme und der geleisteten äusseren Arbeit.

Die Arbeit des Herzens, der Eingeweidemuskeln, des Atemapparates wird dabei nicht als „äussere“ Arbeit in Rechnung gezogen, weil sie im Körper in Wärme übergeführt wird.

Das Mass der Wärme ist die Kilogrammkalorie, d. i. die Wärmemenge, durch die 1 kg Wasser von 0° auf 1° C. erwärmt wird. Das Mass der Arbeit ist das Kilogrammmeter, d. i. die Arbeit, die geleistet wird, wenn 1 kg 1 m hoch gehoben wird. 1 Kalorie ist an Kraftmenge gleich 425 Kilogrammmeter.

Die chemische Kraft einer brennbaren Substanz wird angegeben durch ihre Verbrennungswärme, d. i. die Wärme, die bei vollständiger Verbrennung der Substanz frei wird. Es beträgt z. B. die Verbrennungswärme von 1 g

Wasserstoff . .	34,0	Kalorien	Zucker	3,7	Kalorien
Kohlenstoff . .	8,0	„	Stärke	4,5	„
Fett	9,3	„	Eiweiss	5,5	„

Eiweiss verbrennt im Körper nicht vollständig, denn der aus ihm gebildete Harnstoff ist noch brennbar. Zieht man die Verbrennungswärme des gebildeten Harnstoffs von der des Eiweiss ab, so bleiben für 1 g Eiweiss noch etwa 4,1 Kalorien.

Es beträgt demnach die physiologisch verwertbare wärmebildende Kraft für:

1 g Eiweiss: 4,1 Kal., 1 g Fett: 9,3 Kal., 1 g Kohlehydrate: 4,1 Kal.

Hinsichtlich der Wärmebildung sind demnach für den Organismus gleichwertig oder isodynam:

2,3 g Eiweiss (oder Leim) = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Kennt man die Grösse des Stoffumsatzes, so lässt sich aus der Verbrennungswärme der verbrannten Stoffe die Menge der gebildeten Wärme berechnen. Umgekehrt kann man durch Bestimmung der gebildeten Wärmemenge über die Grösse des Stoffumsatzes Aufschluss erhalten; freilich gibt die Bestimmung der Wärmeproduktion nicht über den Verbrauch der einzelnen Nahrungsstoffe Aufschluss.

Die Wärmeproduktion wird durch Wasser- oder Luftkalorimeter gemessen: Beim Wasserkalorimeter befindet sich der Körper in einem Blechkasten; die von ihm an den Kasten abgegebene Wärme wird von

diesem weiter abgegeben an eine Wasserhülle, die den Kasten umgibt. Die zur Respiration nötige Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet. Die abgeleitete Luft geht durch ein Schlangenrohr, das durch die erwähnte Wasserhülle führt und seine Wärme an das Wasser ebenfalls abgibt. Aus der Temperaturerhöhung des Wassers ist die vom Körper abgegebene Wärme zu berechnen. Diese Wärme ist gleich der vom Körper gebildeten, wenn die Körpertemperatur zu Anfang und zu Ende des Versuchs die gleiche ist. Beim Luftkalorimeter ist der Blechkasten von einer Lufthülle umgeben, deren Ausdehnung durch die Erwärmung zur Bestimmung der Wärmeabgabe dient.

Der ruhende erwachsene Mensch produziert in 24 Stunden rund 2400 Kal., in 1 Stunde 100 Kal.; 1 kg des Körpers produziert in 24 Stunden 34 Kal., in 1 Stunde 1,4 Kal.

Die Grösse der Wärmeproduktion muss von denselben Einflüssen abhängig sein, wie die Grösse des Gesamtstoffwechsels. Auch Arbeitsleistung steigert die Wärmeproduktion, weil das Mehr an Kraft, das dabei umgesetzt wird, nur zum Teil zur Leistung äusserer Arbeit verwertet werden kann, der Rest wird zu Wärme. Vom arbeitenden Körper wird im günstigsten Falle nur etwa ein Viertel der ganzen umgesetzten Kraft in mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen drei Viertel werden zu Wärme. Der erwachsene Mann produziert bei angestrengter Arbeit in 24 Stunden auf 1 kg seines Körpergewichts eine Wärmemenge, die einschliesslich der in Wärme umgerechneten äusseren Arbeit 55 Kal. beträgt.

2. **Wärmeabgabe.**

Der Körper verliert fortwährend Wärme und zwar:

1. durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche an die umgebende Luft, die in der Regel kälter ist als der Körper;

2. durch Verdunsten des Wassers von der Hautoberfläche, besonders bei Schweisssekretion, wodurch der Körper noch erheblich Wärme abgeben kann, selbst wenn er sich in einem Medium von höherer Temperatur als Körpertemperatur befindet;

3. durch die Ausatmung der auf Körpertemperatur erwärmten und mit Wasserdämpfen gesättigten Respirationsluft. Der Wasserdampf kommt in die Exspirationsluft durch Wasserverdunstung auf der Schleimhautoberfläche der Luftwege;

4. durch Erwärmung der aufgenommenen Speisen und Getränke, resp. Entleerung der körperwarmen Ausscheidungen (Harn, Kot).

Von der gesamten abgegebenen Wärme entfallen rund 80 % auf Strahlung, Leitung und Wasserverdunstung von der Hautoberfläche, 15 % auf die Wasserverdunstung von der Schleimhaut der Luftwege,

der Rest zur Hälfte auf die Exspirationsluft, zur Hälfte auf die Exkrete.

Der Anteil, der auf die einzelnen Arten von Wärmeabgabe entfällt, ist übrigens unter verschiedenen Bedingungen verschieden gross. Die Wärmeabgabe durch Leitung von der Hautoberfläche und durch Erwärmen der eingeatmeten Luft ist um so grösser, je niedriger die Lufttemperatur ist; die Wärmeabgabe durch Verdunstung wird um so grösser, je trockener die Atmosphäre und je stärker die Schweisssekretion ist. Die Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft hängt ab von der Zahl und Tiefe der Atemzüge.

3. **Körpertemperatur.**

Der Mensch gehört zu den warmblütigen oder homoiothermen Tieren, deren Körpertemperatur, abgesehen von sehr geringen Schwankungen, konstant ist. Die Körpertemperatur des Menschen beträgt 36,5—37,5 ° C.

Die Körpertemperatur wird gemessen durch Einführen von Thermometern in den Mastdarm, die Scheide, die Mundhöhle oder die durch passende Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle.

Aus den Geweben, namentlich den Muskeln und grösseren Drüsen, wo die Wärme hauptsächlich gebildet wird, gelangt sie in das Blut und mit diesem zur Haut, von der sie nach aussen abgegeben wird. Daher ist die Temperatur der Muskeln etwas höher, die der Haut niedriger, als die des Blutes.

Die Körpertemperatur zeigt einige regelmässige geringe Schwankungen; sie ist kurz nach Mitternacht am geringsten (36,5 °), nachmittags am grössten (37,5 °), steigt etwas nach Nahrungsaufnahme und bei Muskelarbeit.

Säugetiere haben ungefähr dieselbe Körpertemperatur wie der Mensch, bei Vögeln ist sie höher (40—45 °). Die Körpertemperatur der kaltblütigen oder poikilothermen Tiere ist wenige Grad (1—4 °) höher als die des Mediums, vorausgesetzt, dass sie nicht unmittelbar vor der Messung in einem wärmeren oder kälteren Medium sich befanden. Säugetiere, die in Winterschlaf verfallen, verhalten sich während des Winterschlafes hinsichtlich ihrer Temperatur, wie Kaltblüter.

4. **Wärmeregulation.**

Die Körpertemperatur bleibt konstant, wenn die Wärmeproduktion immer gleich der Wärmeabgabe ist. Treten Veränderungen der Wärmeproduktion (z. B. bei Muskelarbeit) oder der Wärmeabgabe (z. B. bei heissem oder kaltem Wetter) ein, so müssen durch die Wärmeregulation Produktion und Abgabe wieder gleich gemacht werden, damit die Körpertemperatur konstant bleibt.

Die Wärmeregulation geschieht durch Vermittelung des Nervensystems in noch wenig bekannter Weise.

Von einigen Autoren ist angegeben worden, dass im Zentralnervensystem gewisse Zentren liegen (Wärmezentren), von denen aus die an der Wärmeregulation beteiligten Mechanismen beherrscht werden. Jedoch sind die Angaben über diese Zentren und ihre Wirkungsart noch unsicher.

Durch die Wärmeregulation kann sowohl die Grösse der Wärmeproduktion, als auch die der Wärmeabgabe verändert werden.

Veränderung der Wärmeproduktion erfolgt, wenn die Wärmeabgabe des Körpers durch Temperaturänderung des umgebenden Mediums verändert wird. Bei kaltem Wetter wird die Wärmeproduktion gesteigert, und zwar in solchem Grade, dass unwillkürliche Muskelkontraktionen eintreten (Zähneklappern, Muskelzittern).

Bei kleineren Tieren ist das Verhältnis der wärmeabgebenden Körperoberfläche zur wärmeproduzierenden Körpermasse grösser als bei grossen Tieren. Daher müssen kleine Tiere mehr Wärme pro Körperkilogramm produzieren, als grosse, um eine bestimmte Temperatur zu behalten. Der erwachsene ruhende Mensch produziert z. B. pro Stunde und Kilogramm des Körpers 1,4 Kal., das Kind im vierten Lebensjahr etwa 2,5 Kal., das Kaninchen 5,6 Kal.

Berechnet man die Wärmeabgabe auf die Einheit der Oberfläche, so erhält man für die verschieden grossen Tiere ungefähr gleiche Zahlen. Beim Menschen kommt auf 1 m^2 eine Wärmeabgabe von etwa 1200 Kal. in 24 Stunden.

Veränderung der Wärmeabgabe erfolgt durch:

1. Vermehrung oder Verminderung der Blutzufuhr zur Haut, wodurch die Wärmezufuhr zur wärmeabgebenden Körperoberfläche vergrössert oder verkleinert wird. Der Blutzufluss zur Haut wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefässe und grössere Frequenz der Herzschläge, vermindert durch Verengerung der Hautgefässe und geringere Pulsfrequenz.

2. Sekretion von Schweiss, durch dessen Verdunsten dem Körper Wärme entzogen wird.

3. Steigerung oder Verminderung der Frequenz und Tiefe der Atemzüge, wodurch eine grössere oder geringere Wärmeabgabe durch die Exspirationsluft bewirkt wird.

Erweiterung der Hautgefässe, Schweisssekretion, gesteigerte Atem- und Pulsfrequenz erfolgt z. B. bei Muskelarbeit (d. i. bei gesteigerter Wärmeproduktion) oder bei hoher Aussentemperatur (heissem Wetter), Verengerung der Hautgefässe erfolgt bei geringer Aussentemperatur (kaltem Wetter).

Willkürlich regulieren wir die Wärmeabgabe durch Heizung, Kleidung, Haltung des Körpers (Zusammenkauern!), Aufnahme kalter oder warmer Getränke, die Wärmeproduktion durch willkürliche Muskelthätigkeit. Bei Tieren dienen Haare und Federn dazu, die Wärmeabgabe einzuschränken.

Die Erhaltung der Körpertemperatur durch die Wärmeregulation ist jedoch beschränkt. Die Wärmeregulation versagt, wenn die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig ist, so dass die Veränderung der Wärmeproduktion und Wärmeabgabe nicht mehr genügt, um ein Steigen oder Sinken der Körpertemperatur zu verhindern. Bei sehr starker Abkühlung tritt überdies eine Störung der Wärmeregulation dadurch ein, dass die Kälte lähmend auf die Gefässmuskulatur wirkt, mithin die Hautgefässe sich abnorm erweitern. Wenn die Wärmeregulation versagt und die Körpertemperatur unter 19° sinkt oder über 42° steigt, so tritt der Tod ein.

Im Fieber ist die Wärmeregulation gestört, die Wärmeproduktion gesteigert, die Körpertemperatur abnorm hoch.

Bei Kaltblütern ist innerhalb gewisser Grenzen die Wärmeproduktion um so grösser, je höher die Temperatur des Mediums ist, weil hier die Intensität der Verbrennungsprozesse im Körper mit steigender Temperatur zunimmt.

Kapitel XIV. Allgemeine Muskelphysiologie.

Die aktiven Bewegungen des Körpers beruhen auf der Kontraktion der Muskeln, deren Fasern sich in ihrer Längsrichtung verkürzen (Kontraktion) und durch Bewegung der mit ihnen verbundenen Teile (Knochen) Arbeit leisten.

Die Physiologie der Bewegungen wird eingeteilt in:

1. Allgemeine Muskelphysiologie, d. i. die Lehre von den allgemeinen Eigenschaften der Muskeln.
2. Spezielle Bewegungslehre, d. i. die Lehre von den Wirkungen der Muskeln im einzelnen.

Anatomische Vorbemerkung. Der quergestreifte Muskel ist zusammengesetzt aus 0,01—0,06 mm dicken, bis zu 12 cm langen Muskelfasern, die von Bindegewebe (Perimysium internum und externum) umhüllt und zusammengehalten werden. In der bindegewebigen Hülle verlaufen Gefässe und Nerven. Die Muskelfaser ist ein Bündel parallel gelagerter Fibrillen mit einer protoplasmatischen Zwischensubstanz, dem Sarkoplasma, das umgeben ist von einem strukturlosen Schlauche, dem Sarkolemm. Dicht unter dem Sarkolemm befinden sich die Muskelkörperchen, d. s. spindelförmige kernhaltige Protoplasmakörper.

Der glatte Muskel besteht aus hüllenlosen, bis 0,02 mm dicken, 0,5 mm langen, faserförmigen Zellen mit stäbchenförmigem Kern in der Mitte. In den glatten Muskelfasern lassen sich oft auch Fibrillen und Sarkoplasma erkennen.

Die Fibrillen, die die kontraktilen Teile zu enthalten scheinen, sind bei glatten Muskeln in ihrer ganzen Länge doppeltlichtbrechend (anisotrop); bei quergestreiften sind sie abwechselnd aus einfach- (isotropen) und doppeltbrechenden Teilen zusammengesetzt. Das quergestreifte Aussehen des Muskels ist bedingt durch die abwechselnde Aufeinanderfolge der Teile, die für Licht verschieden durchlässig sind.

In der Mitte jeder isotropen (hellen) Querscheibe findet sich beim quergestreiften Muskel ein schmaler dunkler Streifen, die Zwischenscheibe; zu beiden Seiten dieser noch je ein dunkler Streifen, die Nebenscheibe. In der Mitte der anisotropen (dunklen) Querscheibe findet sich eine schmale hellere Scheibe, die Mittelscheibe. Die physiologische Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt.

Durch Doppelbrechung, die bei vielen Krystallen vorkommt, wird ein einfacher Lichtstrahl in zwei Strahlen zerlegt. Die doppeltbrechende Muskelsubstanz hat eine optische Achse in der Längsrichtung der Fasern, in der das Licht bloss einfach gebrochen wird. Die Beziehung der Doppelbrechung der Muskelfibrillen zur Kontraktilität ist noch unbekannt.

Die motorischen Nervenfasern treten in Verbindung mit den Muskelfasern, indem ihr Achsenzylinder übergeht in eine abgeplattete Verästelung (Nervenendhügel, Nervenendplatte, Nervengeweih), die der Muskelfaser aufliegt.

Die quergestreiften Muskeln sind fast alle willkürlich erregbar; Ausnahme: Herzmuskel. Die Erregung der meisten glatten Muskeln unterliegt nicht unserem Willen; Ausnahme: der Akkommodationsmuskel des Auges.

Die Kontraktion erfolgt, wenn der Muskel durch Reize erregt wird. Im erregten Muskel ist die physiologische Verbrennung erheblich gesteigert; dabei wird Kraft frei, welche die Kontraktion und dadurch die Arbeitsleistung bewirkt. Die Art, wie die chemische Spannkraft in mechanische Arbeit umgewandelt wird, ist noch unbekannt.

§ 1. Der unerregte oder ruhende Muskel.

1. Chemische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

a) Zusammensetzung des Muskels.

Die Reaktion des ruhenden Muskels ist neutral oder schwach alkalisch. Der Muskel enthält 25 % Trockensubstanz, und zwar:

1. Eiweiss 20 %.

Zerkleinert man frische gefrorene Muskeln und filtriert nach dem Auftauen bei etwa 3°, so erhält man eine trübe, neutral oder schwach alkalisch reagierende Flüssigkeit, den flüssigen Faserinhalt oder das **Muskelplasma.** Dasselbe gerinnt von selbst bei höherer Temperatur und zwar um so schneller, je höher die Temperatur ist. Die Gerinnung beruht auf der Ausscheidung eines unlöslichen Eiweisskörpers, des **Myosins,** das durch eine Fermentwirkung aus einem löslichen Eiweisskörper des Muskelplasma,

dem Myosinogen, entsteht. Myosingerinnung tritt auch bei der Totenstarre des Muskels auf. Die Menge des Myosins beträgt etwa 20 % vom Muskeleiweiss.

Die Lösung, die nach Abscheidung des Myosins vom Muskelplasma übrig bleibt, heisst **Muskelserum.** Es reagiert sauer und enthält die übrigen 80 % des Muskeleiweiss. Dieser Rest besteht zum grössten Teil aus einem Eiweissstoff, der Myogen genannt wird.

Ferner enthält der Muskel noch ungelöste Eiweisskörper von unbekannter Natur und Kollagen, sowie die nucleïnartige Phosphorfleischsäure, die bei der Spaltung neben Phosphorsäure, einem zuckerartigen Produkt und Milchsäure noch eine zu den Peptonen gehörige Substanz, die Fleischsäure liefert.

Neben den genannten Eiweissstoffen enthält der Muskel einen Farbstoff, der Muskelhämoglobin genannt wird und der mit dem Hämoglobin des Blutes identisch ist, aber nicht von diesem abstammt, denn auch Tiere, die kein Hämoglobin im Blute haben, besitzen diesen Farbstoff in ihren Muskeln.

2. Kohlehydrate, hauptsächlich Glykogen — dasselbe findet sich zwischen den Muskelfibrillen abgelagert —, Traubenzucker in geringen wechselnden Mengen, Inosit.

3. Fette, die vorwiegend im intermuskulären Bindegewebe abgelagert sind und in Mengen vorkommen, die je nach dem Mästungszustande wechseln.

4. Stoffwechselprodukte, hauptsächlich Kreatin und Xanthinbasen, sowie Fleischmilchsäure.

5. Salze, besonders Kaliumphosphat.

An Gasen enthält der Muskel Kohlensäure, dagegen lässt sich freier Sauerstoff im Muskel nicht nachweisen.

b) Chemische Vorgänge im ruhenden Muskel.

Die physiologischen Verbrennungen im ruhenden Muskel äussern sich in beständiger Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, erkennbar daran, dass das arterielle Blut im Muskel venös wird.

2. Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der Muskel ist elastisch und in der Längsrichtung seiner Fasern dehnbar. Bei Dehnung nimmt seine Länge zu, die Dicke ab, das Volum ändert sich nicht.

Die Verlängerung durch Dehnung ist nicht proportional dem dehnenden Gewicht, denn ein und derselbe Belastungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel schon gedehnt ist. Daher ist die Dehnungskurve, d. h. die Kurve, deren Abscissen die dehnenden Lasten, deren Ordinaten die Längen des Muskels angeben, keine Gerade, sondern annähernd eine Hyperbel (siehe S. 164).

§ 2. Der erregte oder thätige Muskel.

1. Chemische Vorgänge im erregten Muskel.

Im erregten Muskel sind die Verbrennungsprozesse enorm gesteigert. Bei anstrengender Thätigkeit wird vom Körper 4—5mal so viel Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben als in Ruhe. Es werden mehr Kohlehydrate oder Fett verbrannt, wenn diese in ausreichender Menge vorhanden sind, nicht aber mehr Eiweiss. Nur bei Mangel an Kohlehydraten oder Fett wird die Muskelarbeit auf Kosten des Eiweiss geleistet. Das geht hervor aus Bestimmungen des Gesamtstoffwechsels bei Ruhe und Arbeit des Körpers. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung sind immer gesteigert bei Muskelarbeit, die Stickstoffausscheidung dagegen nur dann, wenn in der Nahrung nicht hinreichend stickstofffreie Substanzen zur Deckung der Muskelarbeit eingeführt werden, z. B. bei reiner Eiweisskost.

Der respiratorische Quotient verändert sich durch Muskelarbeit nicht, wenn die Arbeit nicht zur Ermüdung des Muskels führt; er wird vergrössert bei ermüdender Arbeit.

Der Glykogengehalt sowohl der Muskeln als auch der Leber nimmt bei arbeitenden Tieren ab. Auch ein Verlust von Körperfett kann durch Muskelarbeit erzielt werden.

Der thätige Muskel reagiert sauer. Der Gehalt des Muskels an Fleischmilchsäure nimmt bei der Erregung zu.

Ausgeschnittene Froschmuskeln können in sauerstofffreier Atmosphäre Arbeit leisten, obwohl in ihnen selbst keine Spur freien Sauerstoffs nachweisbar ist; sie enthalten also einen Vorrat von Sauerstoff in chemischer Bindung in sich aufgespeichert, von dem im Bedarfsfalle gezehrt werden kann.

Warmblütermuskeln enthalten höchstens einen geringen Vorrat von Sauerstoff aufgespeichert, denn sie verlieren nach kurzer Zeit ihre Erregbarkeit, wenn der Zufluss arteriellen Blutes gehemmt wird.

Der Gehalt des Muskels an durch Wasser extrahierbaren Stoffen nimmt bei Thätigkeit ab, an durch Alkohol extrahierbaren zu. Ueberdies soll der Gehalt des Muskels an Phosphorfleischsäure bei Thätigkeit abnehmen.

2. Aeusserungen des Kraftumsatzes im erregten Muskel.

Der Kraftumsatz äussert sich in bestimmten mechanischen, thermischen und elektrischen Veränderungen des Muskels.

A. Mechanische Veränderungen des erregten Muskels.

a) Die Kontraktion.

Der erregte Muskel verkürzt sich in seiner Längsrichtung, wird dicker in querer Richtung, sein Volum ändert sich nicht.

Sowohl die anisotropen als die isotropen Schichten des quergestreiften Muskels zeigen gleichsinnige Gestaltveränderung, wie der ganze Muskel. Dabei nimmt das Volum der anisotropen Teile etwas zu, das der isotropen etwas ab, was durch Wasserübertritt aus den isotropen in die anisotropen erklärt wird. Ausserdem vermindert sich der Helligkeitsunterschied beider Substanzen.

Die Zuckung. Wird der Muskel von einem einzigen kurz einwirkenden Reiz (etwa einem elektrischen Induktionsstrom) getroffen, so zieht er sich danach schnell zusammen und verlängert sich gleich darauf wieder. Man bezeichnet diesen Vorgang als Zuckung.

Der zeitliche Verlauf der Zuckung wird untersucht mit der graphischen Methode. Der Muskel wird verknüpft mit einem Schreibhebel, den er bei seiner Kontraktion bewegt und der seine Bewegung aufschreibt auf eine an ihm vorbei bewegte Schreibfläche. Die Vorrichtung zur graphischen Registrierung der Muskelkontraktion heisst Myographion.

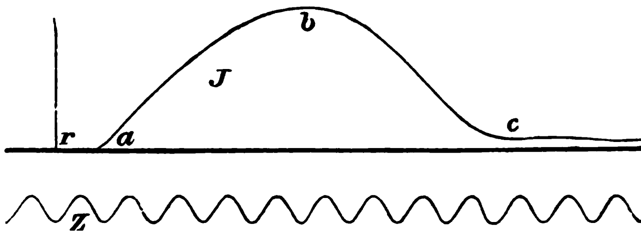


Fig. 9. Isotonische Zuckungskurve eines Froschmuskels.
J: Zuckungskurve. r: Zeitmoment, in dem die Reizung erfolgte. r bis a: Stadium der latenten Reizung. a bis b: Stadium der steigenden Energie. b bis c: Stadium der sinkenden Energie. Z: Kurve, die von einer schwingenden Stimmgabel gezeichnet wurde, um die Zeit zu registrieren; jede Schwingung entspricht einer Zeit von 0,01 Sek.

Isotonische Zuckung nennt man eine Zuckung, während der die Spannung des Muskels konstant bleibt. Die isotonische Zuckungskurve gibt den Verlauf der Verkürzung bei konstant bleibender Spannung an. Um eine isotonische Zuckungskurve zu erhalten, muss man einen Zeichenhebel verwenden, der möglichst wenig durch die Kontraktion des Muskels geschleudert wird. Man nimmt dazu einen leichten Schilfhebel, hängt eine etwaige Last möglichst nahe der Achse an und lässt den Muskel weit entfernt von der Achse angreifen. Wenn der Muskel unter normalen physiologischen Bedingungen arbeitet, so kontrahiert er sich übrigens niemals isotonisch, sondern immer mit Spannungsänderungen.

Isometrische Zuckung nennt man eine Zuckung, bei der die Verkürzung des Muskels vollständig gehindert wird, so dass er Spannung entwickelt, ohne sich zu verkürzen. Der Verlauf der Spannungsänderung bei isometrischer Zuckung wird registriert mit den sogenannten Spannungszeichnern.

Vom Momente der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Kontraktion vergeht eine merkliche Zeit, das Stadium der latenten

Reizung. Die Verkürzung erfolgt nun zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu einem Maximum. Dann verlängert sich der Muskel wieder, zuerst schneller, nachher langsamer, bis er seine Ruhelänge wieder erreicht hat. Oft bleibt nach der Zuckung allerdings noch ein geringer Verkürzungsrückstand zurück, besonders wenn die Belastung des Muskels gering ist (siehe Fig. 9).

Das Stadium der latenten Reizung beträgt beim zimmerwarmen Skelettmuskel des Frosches etwa 0,01 Sek., beim Menschen 0,004 bis 0,01 Sek., bei glatten Muskeln 0,4—0,8 Sek.

Die Dauer der Zuckung beträgt beim zimmerwarmen Froschskelettmuskel etwa 0,1—0,15 Sek., beim Menschen weniger, beim glatten Muskel 1—3 Minuten. Verschiedene quergestreifte Muskeln desselben Tieres zucken verschieden schnell, z. B. beim Frosch der Gastrocnemius schneller als der Hyoglossus. Manche Tiere, z. B. Kaninchen, Vögel, haben langsam zuckende quergestreifte Muskeln, die rot aussehen und sarkoplasmaarm sind, und rascher zuckende, die blass aussehen und sarkoplasmareich sind.

Die Grösse der Verkürzung (Hubhöhe) beträgt bei der maximalen Zuckung des Froschskelettmuskels etwa $^1/_5$ der Faserlänge.

Einflüsse auf die Zuckung.

1. Die Temperatur. Innerhalb Temperaturen von etwa — 4° und + 40° C. sind Zuckungsdauer und Latenzstadium um so kleiner, je höher die Temperatur ist. Auch die Hubhöhe ändert sich mit der Temperatur, sie ist aber nicht einfach um so grösser, je höher die Temperatur ist, sondern sie kann beim kalten Muskel sogar grösser sein als beim warmen.

2. Die Belastung. Die Hubhöhe ist im allgemeinen um so geringer, je grösser die am Muskel hängende Last ist; indes ist auch oft zu beobachten, dass die Hubhöhe des ganz unbelasteten Muskels etwas geringer ist als die des mässig belasteten.

3. Die Ermüdung. Wenn ein Muskel viele Zuckungen nacheinander ausführt, nehmen die Zuckungsdauer und das Latenzstadium zu; die Hubhöhe nimmt bei den ersten Zuckungen auch um ein Geringes zu, nachher stetig ab.

Ueber den Einfluss der Reizstärke auf die Zuckung siehe S. 169.

Kontraktionswelle. Reizt man nur eine beschränkte Stelle des Muskels, so zuckt doch der ganze Muskel. Die Kontraktion pflanzt sich vom Reizorte aus gleich einer Welle nach beiden Enden durch die Faser mit messbarer Geschwindigkeit fort. Bei Nerven-

reizung geht die Kontraktionswelle vom Eintrittsorte des Nerven in die Faser aus.

Man misst die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle, indem man für zwei vom Reizort verschieden weit entfernte Stellen des Muskels den Zeitpunkt des Beginns der Verdickung mit Hilfe von aufgelegten leichten Schreibhebeln bestimmt. Die Verdickung beginnt an beiden Stellen zu verschiedenen Zeiten. In der Zeit, die zwischen beiden Zeitpunkten verstreicht, geht die Kontraktionswelle durch das Stück Muskel zwischen beiden Stellen.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle beträgt für den zimmerwarmen Froschskelettmuskel 3 m in der Sekunde; für den Kaninchenmuskel wird sie zu 4—5 m, für den Menschenmuskel zu 10—15 m angegeben. In glatten Muskeln beträgt sie 10—15 mm in der Sekunde. Sie wird vermindert durch Abkühlung und Ermüdung. Die Dauer der Kontraktionswelle in einem Faserquerschnitt ist natürlich kleiner als die Zuckungsdauer des ganzen Muskels, sie beträgt beim Froschmuskel etwa 0,05—0,09 Sek. Die Länge der Kontraktionswelle berechnet sich für den Froschmuskel zu 200—380 mm.

Beim quergestreiften Muskel mit Ausnahme des Herzens geht die Kontraktion nie von einer Faser auf die andere über, wohl aber beim glatten.

Summation der Zuckungen. Tetanus. Treffen mehrere Einzelreize einen Muskel so schnell nacheinander, dass das Reizintervall kürzer ist als die Zuckungsdauer, so summieren sich die von den einzelnen Zuckungen herrührenden Verkürzungen. Der Verkürzungszuwachs, den jeder folgende Reiz hinzufügt, ist dabei aber kleiner, als der vom vorhergehenden Reiz bewirkte. Schliesslich wird ein Maximum der Verkürzung erreicht, das bei weiter folgender Reizung nicht überschritten wird. Bei hinreichend kleinem Reizintervall entsteht so durch Summation von Zuckungen eine Dauerverkürzung, die man Tetanus nennt. Der Tetanus des zimmerwarmen Froschmuskels kommt zu stande, wenn etwa 20 Reize in der Sekunde den Muskel treffen.

Beim unbelasteten Muskel kann die tetanische Hubhöhe bis zu 80 % der Faserlänge betragen, beim belasteten ist sie um so kleiner, je grösser die Belastung ist.

Der Herzmuskel ist schwierig zu tetanisieren (siehe S. 53).

Die willkürliche Muskelkontraktion ist auch tetanischer Art. Das ist zu erkennen an den Schwankungen der Verkürzung, die ein willkürlich kontrahierter Muskel oft zeigt und die man durch

graphische Registrierung der Verdickung des Muskels zur Anschauung bringen kann. Es ergeben sich etwa 8—12 Oscillationen in einer Sekunde.

Muskelton. Von künstlich gereizten Muskeln, die durch einen Schallleiter mit dem Ohr verbunden werden, hört man einen Ton, dessen Schwingungszahl der Zahl der Reize entspricht. Auch von willkürlich gereizten Muskeln ist ein Ton (von der Schwingungszahl 19 in der Sekunde) zu hören; es ist aber noch fraglich, ob dieser Ton durch die oscillatorische Erregung der Muskeln bei willkürlicher Kontraktion bedingt ist, denn auch bei Einzelzuckungen kann man Töne hören (siehe erster Herzton S. 56).

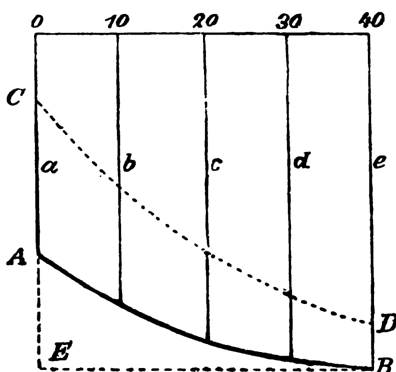


Fig. 10. Schema der Dehnungskurve des ruhenden und thätigen Muskels.
Es sind a, b, c . . . die Längen des ruhenden Muskels bei 0, 10, 20 . . . g Last; die Kurve AB, die die unteren Enden der Längen verbindet, ist die Dehnungskurve des ruhenden Muskels. Entsprechend ergibt sich die Dehnungskurve CD des tetanisierten Muskels.

Dehnbarkeit des tetanisierten Muskels. Der tetanisierte Muskel ist dehnbarer als der ruhende; seine Dehnungskurve, die auch Aehnlichkeit mit einer Hyperbel hat, verläuft daher steiler als die des ruhenden (Fig. 10).

Dauerkontraktion von nicht tetanischer Natur. Bei Einwirkung von Dauerreizen auf den Muskel (z. B. Reizung mit Ammoniak, Durchleitung eines konstanten Stromes) tritt eine Dauerkontraktion ein, von der nicht nachzuweisen ist, dass sie durch Verschmelzen von Zuckungen entsteht.

b) **Die Arbeitsleistung des erregten Muskels.**

Die Arbeitsleistung ist das Produkt des gehobenen Gewichts mal der Hubhöhe.

Die Hubhöhe ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional der Faserlänge.

Die Kraft, mit der das Gewicht gehoben wird, ist unter sonst gleichen Bedingungen proportional dem Querschnitt des Muskels. Bei Muskeln, deren Fasern schräg zur Längsrichtung des Muskels gerichtet sind, muss der sogenannte physiologische Querschnitt, d. h. der Querschnitt aller Fasern in Rechnung gezogen werden.

Die absolute Kraft des Muskels ist gleich dem Gewicht, das den maximal tetanisierten Muskel gerade an seiner Verkürzung hindert. Die absolute Kraft beträgt für den quergestreiften Frosch-

muskel 3 kg, für den menschlichen Skelettmuskel 10 kg auf 1 cm^2 Querschnitt.

Die Arbeitsleistung des thätigen Muskels ist Null, wenn das belastende Gewicht entweder Null oder so gross ist, dass der Muskel es nicht mehr heben kann. Bei Belastungen zwischen Null und dem nicht mehr zu hebenden Gewicht wird Arbeit geleistet, und zwar nimmt die Grösse der Arbeitsleistung mit der Belastung zunächst bis zu einem gewissen Maximum zu, dann wieder ab.

Die Erhebung des belastenden Gewichts um den Betrag der Verkürzung des Muskels ist übrigens nicht die grösstmögliche Arbeit, die der Muskel leisten kann. Mehr Arbeit leistet der Muskel,

1. wenn das Gewicht nicht gehoben, sondern in die Höhe geworfen wird, es kann dann höher steigen, als der Verkürzung des Muskels entspricht;

2. wenn man den kontrahierten Muskel, nachdem er die angehängte Last gehoben hat, allmählich entlastet. Er verkürzt sich dann weiter und leistet neue Arbeit durch Erheben der verminderten Last. Manche Muskeln des Menschen arbeiten vermöge der Gelenkeinrichtungen nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung.

Ausser der eigentlichen Arbeitsleistung kommt den Muskeln auch die wichtige Aufgabe zu, gehobene Gewichte, sowie die einzelnen Körperteile gegeneinander zu halten, was ebenfalls unter Kraftaufwand durch Anspannung der Muskeln geschieht.

Ein erwachsener Mann kann bei 8 Stunden Thätigkeit täglich eine Arbeit von etwa 300000 Kilogrammmeter leisten.

B. **Wärmebildung des erregten Muskels.**

Von der im erregten Muskel umgesetzten Kraft wird höchstens ein Viertel zur Arbeitsleistung verwendet, der Rest wird zu Wärme.

Der Muskel hat einen viel grösseren mechanischen Nutzeffekt als Dampfmaschinen; denn bei den bestkonstruierten Dampfmaschinen beträgt dieser höchstens ein Zehntel der durch Verbrennen der Kohle frei gewordenen Kraft.

Die gesamte umgesetzte Kraft tritt als Wärme im erregten Muskel auf, wenn er keine äussere Arbeit geleistet hat; in diesem Falle kann man also durch Bestimmung der Erwärmung des erregten Muskels den gesamten Kraftumsatz messen. Wenn beim Tetanus nach Erhebung des Gewichtes letzteres auf der Höhe gehalten wird, so leistet der Muskel hierbei keine weitere Arbeit, und infolgedessen wird die gesamte weiter umgesetzte Kraft zu Wärme.

Um den Muskelakt so zu leiten, dass der Muskel schliesslich keine Arbeit geleistet hat, lässt man das gehobene Gewicht am Muskel hängen und bei der Wiederverlängerung wieder herabsinken. Die Messung der Muskelwärme geschieht bei ausgeschnittenen Froschmuskeln nach thermoelektrischer Methode mit Hilfe sehr feiner Thermosäulen. Beim Menschen kann die Erwärmung erregter Muskeln sogar direkt nachgewiesen werden durch feine Thermometer, die man der Haut über den Muskeln auflegt.

Der Froschskelettmuskel zeigt bei Einzelzuckung eine Temperaturzunahme von 0,001—0,005 ° C., bei Tetanus mehr. Die Wärmemenge, die die Zuckung von 1 g Froschmuskel liefert, beträgt etwa 3 Milligrammkalorien, was der Verbrennung von 0,0008 mg Zucker entspricht.

C. **Elektrische Erscheinungen des erregten Muskels.**

Erregte Stellen des Muskels verhalten sich elektrisch negativ gegen ruhende. Die Elektrizitätsentwickelung bei der Zuckung fällt grösstenteils ins Latenzstadium, so dass die Negativität fast wieder verschwunden ist, ehe die Kontraktion beginnt. Der Kontraktionswelle geht eine „Negativitätswelle" voraus.

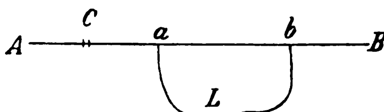


Fig. 11.

Legt man einer Muskelfaser AB der Fig. 11 an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C, so geht kurze Zeit darauf ein elektrischer Strom durch L von b nach a, wenn die Erregung bis a gelangt, mithin a negativ geworden ist, und bald danach ein Strom von a nach b, wenn die Erregung bei b angelangt ist. Diese Ströme, die sehr schnell nacheinander verlaufen, heissen **Aktionsströme.** Sie werden mit denselben Mitteln nachgewiesen, wie die Aktionsströme der Nerven (siehe S. 186).

Sekundäre Zuckung, sekundärer Tetanus. Legt man den Nerven eines Nervenmuskelpräparates auf die Oberfläche eines anderen Muskels auf und reizt den letzteren Muskel von seinem Nerven aus, so erfolgt Zuckung resp. Tetanus beider Muskeln, weil die Aktionsströme des gereizten Muskels durch den seiner Oberfläche aufgelegten Nerven des Nervenmuskelpräparates gehen und diesen reizen. Dauerkontraktionen von nicht tetanischer Natur geben keinen sekundären Tetanus.

Schneidet man einen Muskel quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt: **Ruhestrom des Muskels.** An der Schnittfläche fängt der Muskel an abzusterben, und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Muskel hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der

Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine „negative Schwankung“ des Ruhestromes ein.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes des Muskels beträgt etwa 0,07 Volt.

Die Ursache und Bedeutung der elektrischen Erscheinungen des erregten und absterbenden Muskels sind noch vollständig unbekannt.

§ 3. Die Reize und die Erregbarkeit des Muskels.

Die Reize, die den Muskel erregen, werden eingeteilt in:

A. indirekte, d. s. Reize, die zunächst den motorischen Nerven treffen, von dem aus dann der Muskel gereizt wird. Hierher gehört der normale physiologische Reiz, der aus dem Zentralnervensystem kommend dem Muskel auf der Bahn der motorischen Fasern zugeleitet wird.

B. direkte, d. s. Reize, die den Muskel erregen, wenn sie ihn unmittelbar treffen. Der Muskel ist direkt, d. h. ohne Vermittelung des Nerven, erregbar. Dies geht hervor aus folgendem:

a) Im Froschsartorius breiten sich die Nervenfasern nur in der Mitte des Muskels aus, die beiden Enden sind, wie die mikroskopische Untersuchung gelehrt hat, in einer Ausdehnung von etwa $^1/_8$ der ganzen Länge nervenfrei. Reizt man nun ein solches nervenfreies Ende dieses Muskels, so tritt doch Erregung des Muskels ein.

b) Ammoniak erregt die Nervenfasern nicht, wohl aber den Muskel direkt.

c) Das amerikanische Pfeilgift Curare lähmt die Nervenendigungen des Muskels. Bei einem mit Curare vergifteten Tiere hat die Nervenreizung daher keine Wirkung mehr auf den Muskel, der curaresierte Muskel ist aber noch direkt erregbar.

d) „Idiomuskulärer Wulst“ heisst eine lokale Kontraktion der Muskelfasern, die nach mechanischer Reizung bei abnormen Muskeln (bei Ermüdung, Erkrankungen) an der Reizstelle entsteht, und von da sich oft nicht weiter ausbreitet. Der idiomuskuläre Wulst entsteht bloss an den direkt gereizten Muskelstellen, breitet sich also nicht dem Verlaufe der Nervenfasern nach aus.

Die direkten Reize des Muskels sind:

1. Mechanische: Schneiden, Quetschen des Muskels wirkt erregend.

Die äusseren mechanischen Bedingungen haben auch Einfluss auf die Erregbarkeit. Bei gleicher Reizstärke wird nämlich um so mehr Kraft umgesetzt, je grössere Widerstände sich der Kontraktion

des Muskels entgegenstellen. Dies ist insofern zweckmässig, als der Muskel von selbst gegen grössere Hindernisse mehr Kraft aufbietet.

2. Thermische: Erwärmen über 40° bewirkt eine anhaltende Kontraktion, die schliesslich in Wärmestarre übergeht, welche der Totenstarre (siehe S. 169) wesensgleich ist. Die Erregbarkeit ist unterhalb 40° um so grösser, je höher die Temperatur ist.

3. Chemische: Gewisse chemische Agentien wirken erregend, z. B. Ammoniak, alkalische Natronsalzlösungen, schädigen aber den Muskel zugleich, so dass er schliesslich unerregbar wird. Andere Substanzen wirken bloss schädigend, ohne vorher zu erregen, z. B. Säuren. Indifferent für den Muskel ist die physiologische (0,6%ige) Kochsalzlösung.

4. Elektrische: Ein konstanter Strom von hinreichender Stärke durch den Muskel in der Längsrichtung durchgeleitet, bewirkt bei seiner Schliessung eine Zuckung, zuweilen auch bei der Oeffnung. Während der Dauer des Durchfliessens des Stromes zeigt der Muskel eine Dauerverkürzung, die aber geringer ist als die Verkürzung der Schliessungszuckung.

Wird der Strom quer durch die Muskelfaser geleitet, so wirkt er nicht erregend.

Durch Untersuchung des Verlaufes der Kontraktionswelle lässt sich zeigen, dass bei der Schliessungszuckung die Erregung an dem negativen Pol, der Kathode, entsteht und von da sich durch den Muskel ausbreitet, bei der Oeffnungszuckung am positiven Pol, der Anode.

Induktionsströme erregen nur an der Kathode.

Der Strom bedarf einer gewissen Dauer seiner Einwirkung, um zu erregen; sehr kurz dauernde Ströme wirken nicht. Die verschiedenen Muskelarten verhalten sich aber in dieser Hinsicht dem Strom gegenüber verschieden. Während die Erregung des quergestreiften Muskels mehr durch plötzliche Stromesschwankung, als durch lange Dauer des Stromes begünstigt wird, wird die Erregung des glatten Muskels mehr durch längere Dauer des Stromes als durch schnelle Aenderung der Stromstärke begünstigt.

Der Strom verändert an der Stelle seines Ein- und Austritts auch die Erregbarkeit des Muskels und zwar geradeso wie beim Nerven (siehe S. 189).

Der Leitungswiderstand für den elektrischen Strom ist in der Längsrichtung der Muskelfasern 2½ Millionen mal, in querer Richtung 12½ Millionen mal grösser als der des Quecksilbers.

Beziehung zwischen Reiz- und Erregungsgrösse. Die Erregungsgrösse (messbar durch Bestimmung der Wärmeentwickelung) nimmt mit Zunahme der Reizgrösse nur bis zu einem gewissen Maximum zu, über das hinaus weitere Verstärkung des Reizes keine grössere Erregung mehr zu stande bringt.

Die **Erregbarkeit** des Muskels ist ausser von den erwähnten Einflüssen (mechanische Bedingungen, Temperatur, chemische Agentien, elektrischer Strom) überhaupt abhängig von der Erhaltung der normalen Lebensbedingungen.

Ausgeschnittene Muskeln verlieren ihre Erregbarkeit, Warmblütermuskeln nach wenigen Stunden, Kaltblütermuskeln bei mittlerer Temperatur nach 2—3 Tagen, bei niedriger Temperatur nach längerer Zeit (bis zu 12 Tagen). Unterbrechung der Blutzufuhr, mangelhafte Zufuhr von Sauerstoff setzt die Erregbarkeit bei Warmblütermuskeln bald herab.

Die Erregbarkeit bleibt ferner nur erhalten bei zweckmässigem Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit. Einerseits nimmt bei vollständiger Ruhe (z. B. bei Gliedern, die in fixen Verbänden längere Zeit ruhen) die Erregbarkeit ab, anderseits leidet die Erregbarkeit bei zu grosser Anstrengung durch Ermüdung. Auch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven hat nach einiger Zeit Erlöschen der Erregbarkeit und Schwund des Muskels zur Folge.

Die **Ermüdung** äussert sich objektiv in Herabsetzung der Erregbarkeit, geringerer Leistungsfähigkeit, subjektiv in schmerzhaften Empfindungen in dem angestrengten Muskel. Die Ermüdung beruht darauf, dass:

1. die durch angestrengte Thätigkeit des Muskels sich in ihm häufenden Zersetzungsprodukte, z. B. Milchsäure, die Erregbarkeit herabsetzen;
2. das Kraftmaterial des Muskels verbraucht wird.

Gönnt man dem ermüdeten Muskel Ruhe, so erholt er sich; die Erregbarkeit nimmt bei der Erholung wieder zu durch Entfernung der Ermüdungsstoffe und Zufuhr von Brennmaterial.

Tod des Muskels, **Totenstarre.** Der Muskel stirbt ab unter Erscheinungen, die denen bei der Kontraktion sehr ähnlich sind. Beim absterbenden Muskel treten, wie beim kontrahierten, auf: Verkürzung, durch die die Spannung totenstarrer Muskeln bewirkt wird, Wärmebildung, Sauerstoffverbrauch, Bildung von Kohlensäure und

Milchsäure, Glykogenschwund, elektrische Erscheinungen. Man fasst daher die Totenstarre auf als eine letzte Kontraktion des absterbenden Muskels.

Ausser den erwähnten Vorgängen tritt im absterbenden Muskel auch Myosingerinnung ein, durch welche der tote Muskel ein weissliches, trübes Aussehen erhält.

Das Nervensystem hat Einfluss auf den Eintritt der Starre. Bei Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, tritt die Starre später ein, als bei Muskeln mit unversehrten Nerven.

Die Wärmestarre, die beim Absterben des Muskels infolge der Einwirkung von Temperaturen über 40° eintritt, ist identisch mit der Totenstarre.

Unterschiede im physiologischen Verhalten der glatten und der quergestreiften Muskulatur.

Die glatten Muskeln unterscheiden sich physiologisch von den quergestreiften durch folgendes:

1. Die quergestreiften Muskeln sind mit Ausnahme des Herzmuskels alle willkürlich zu erregen; die glatten Muskeln sind nicht willkürlich erregbar, mit Ausnahme des Ciliarmuskels im Auge, der bei der Akkommodation thätig ist.

2. Die glatten Muskeln zucken viel langsamer und haben einen viel langsameren Verlauf der Kontraktionswelle als die quergestreiften Muskeln (siehe S. 162). Von den quergestreiften Muskeln zuckt das Herz langsamer als die Skelettmuskeln. Das Herz zeigt die Querstreifung aber auch unvollkommener als die Skelettmuskeln. Die Kontraktionsgeschwindigkeit der Muskeln nimmt also zu mit dem Grade der Ausbildung der Querstreifung.

3. Glatte Muskeln werden leichter durch längere Dauer des elektrischen Stromes als durch plötzliche Veränderung der Stromstärke erregt, während die quergestreiften leichter durch plötzliche Veränderung der Stromstärke zu erregen sind.

4. Die Erregung geht bei den glatten Muskeln von einer Faserzelle auf die andere über, bei den quergestreiften (ausser Herz) nicht.

Anhang. **Protoplasma- und Flimmerbewegung.**

1. Protoplasmabewegung.

Die weissen Blutkörperchen verändern ihre Gestalt wie Amöben, indem sie Protoplasmafortsätze bald ausstrecken, bald einziehen. Sie verändern dadurch ihren Ort, indem die Fortsätze auf ihrer

Unterlage festklebend den ganzen Zellkörper nachziehen. Im Ruhezustand sind die Protoplasmafortsätze eingezogen, die Zelle ist kugelig abgerundet.

Innerhalb des für das Leben dieser Gebilde unschädlichen Temperaturbereichs ist die Protoplasmabewegung um so lebhafter, je höher die Temperatur ist. Bei den höchsten zulässigen Temperaturen (wenig über 40° C.) werden die Fortsätze allerdings ganz eingezogen; in der Wärmestarre sind daher die Zellen kugelig. Sauerstoffmangel wirkt lähmend.

Reizt man die Zellen mit Induktionsströmen, so werden die Fortsätze eingezogen. Reize, die von einer Seite her einwirken, können einen richtenden Einfluss auf die Bewegungen ausüben, z. B. chemische Einflüsse, wenn sie vorwiegend von einer Seite her wirken. Die Wanderung der Leukocyten durch die Gefässwände in die Gewebe scheint vorwiegend durch einseitig wirkende chemische Reize veranlasst zu werden.

Auf die Bewegung vieler nackter Protoplasmakörper wirkt auch der konstante Strom richtend ein durch verschiedene polare Wirkung an der Stelle seines Ein- und Austritts. So beobachtet man bei manchen Amöben Wanderung in der Richtung zur Kathode hin. Die richtende Wirkung der chemischen und elektrischen Reize nennt man Chemotropismus und Galvanotropismus.

2. Flimmerbewegung.

Die Epithelzellen mancher Schleimhäute tragen an ihrer freien Oberfläche Cilien, welche Schwingungen in bestimmter Richtung hin und her ausführen. Die Schwingung nach der einen Seite geschieht schneller als die nach der entgegengesetzten; deshalb werden leichte auf der Schleimhautoberfläche befindliche Körperchen in der Richtung, nach der der Ausschlag schneller erfolgt, fortbewegt.

Die Flimmerepithelzellen einer Schleimhaut stehen untereinander in physiologischem Zusammenhang, durch den eine Bewegung aller Cilien in geordnetem Sinne vermittelt wird. Die Art des physiologischen Zusammenhangs ist aber noch nicht bekannt.

Die Thätigkeit der Flimmerzellen wird begünstigt durch Sauerstoffzufuhr und schwach alkalische Reaktion der umspülenden Flüssigkeit.

Beim Menschen ist Flimmerepithel vorhanden auf der Schleimhaut der Luftwege, des Uterus und der Tuben, sowie auf dem Ependym der Hirnhöhlen. Die Flimmerbewegung in den Luftwegen befördert den Schleim und eingeatmeten Staub nach aussen; die Flimmerbewegung in Tuben und Uterus dient zur Bewegung des Eies.

Die Samenfäden (Spermatozoën) bestehen aus einem Kopf und einem langen, fadenförmigen Schwanz, welch letzterer peitschenförmige oder pendelartige Bewegungen ausführt, analog den Cilien der Flimmerzellen, und dadurch die Ortsbewegungen des ganzen Samenfadens bewirkt. Die Bewegungen werden durch schwach alkalische Reaktion des flüssigen Mediums, in der sich die Fäden bewegen, begünstigt, durch saure Reaktion geschwächt.

Kapitel XV. Spezielle Bewegungslehre.

Gegenstand der speziellen Bewegungslehre sind:
1. Die Wirkungen der Skelettmuskeln im allgemeinen;
2. Stehen, Gehen und Laufen;
3. Stimm- und Sprachbildung.



Fig. 12. Anordnung der Knochenlamellen im oberen Ende des Femur (nach H. Meyer).
Die Knochenlamellen sind besonders dicht in der Richtung, in der der Druck der Körperlast wirkt und in der die am Trochanter major inserierenden Muskeln ziehen.

§ 1. Wirkung der Skelettmuskeln im allgemeinen.

A. Die Knochen und ihre Verbindungen.

Die Knochen sind starre Körper, die zur Stütze der Körperweichteile dienen. Ihr Bau ist derart, dass den Anforderungen grösster Festigkeit bei möglichst geringer Masse genügt ist; aus diesem Grunde sind z. B. die langen Knochen im Innern hohl und in kurzen Knochen sind die Lamellen besonders in solchen Richtungen dicht angeordnet, in denen vorwiegend Druck oder Zug auf die Knochen ausgeübt wird (siehe Fig. 12).

Die Knochenverbindungen sind einzuteilen in:

1. **Synchondrosen,** Verbindungen zweier Knochen durch Knorpel, d. s. Knochenverbindungen, die eine bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen zu einander bedingen, wenn keine äusseren Kräfte auf die Knochen wirken. Die durch Synchondrose ver-

bundenen Knochen können von äusseren Kräften nach allen Richtungen hin gegeneinander bewegt werden, wobei der Knorpel verbogen wird. Der Umfang dieser Bewegungen ist aber sehr gering.

2. **Gelenke,** d. s. Knochenverbindungen ohne bestimmte Gleichgewichtslage der verbundenen Knochen.

Die einander zugekehrten Flächen zweier gelenkig verbundener Knochen berühren sich, sind glatt und können aufeinander gleiten. Das Gleiten wird begünstigt durch die im Gelenke befindliche Gelenkschmiere, Synovia.

Die Synovia ist eine alkalische, fadenziehende, oft durch Zellreste getrübte Flüssigkeit. Sie enthält Eiweiss, Salze und ein mucinähnliches Nucleoalbumin, jedoch kein echtes Mucin. Ihre Zusammensetzung wechselt, je nach Ruhe oder Bewegung.

In manchen Fällen befinden sich zwischen den gelenkig verbundenen Knochen noch Knorpel (Gelenkzwischenknorpel), die die Gelenkflächen vergrössern und das Gleiten der Knochen aufeinander selbst in solchen Fällen begünstigen, wo die eine Knochenfläche nicht der Abdruck der anderen ist.

Die Gelenke sind umhüllt von der Gelenkkapsel, einer bindegewebigen Membran, die an die verbundenen Knochen angeheftet ist, und die wegen ihrer Schlaffheit eine ausgiebige Bewegung der Knochen gegeneinander gestattet.

Manche Gelenke, die Amphiarthrosen, haben jedoch eine so straffe Kapsel, dass eine ausgiebige Bewegung der verbundenen Knochen nicht möglich ist. Diese Gelenke sind mechanisch gleichbedeutend den Synchondrosen.

Die Gelenkflächen sind Rotationsflächen. Eine Rotationsfläche ist eine Fläche, die von einer ebenen Kurve beschrieben wird, wenn man die Kurve um eine in ihrer Ebene gelegene Gerade als Achse dreht.

Nach der Form der Kurve, durch deren Drehung die Rotationsfläche entsteht, und der Lage der als Drehungsachse dienenden Geraden sind die Gelenke einzuteilen:

1. Die Kurve ist ein Kreisbogen.

a) Die Gerade geht durch den Mittelpunkt des Kreisbogens. Die Rotationsfläche ist ein Stück einer Kugelfläche.

Gelenke mit solchen Flächen heissen Kugelgelenke oder Arthrodien. Bei ihnen bewegen sich die verbundenen Knochen um beliebig viele Drehungsachsen, die sämtlich durch den Kugelmittelpunkt gehen. Man kann aber auch die sämtlichen möglichen Bewegungen zurückführen auf Bewegungen um drei aufeinander senk-

rechte, durch den Kugelmittelpunkt gehende Achsen. Die Kugelgelenke können daher auch dreiachsige Gelenke genannt werden.

Beispiel: Hüftgelenk, Schultergelenk.

b) Die Gerade geht nicht durch den Mittelpunkt des Kreises.

α) Sie liegt auf der konkaven Seite des Kreisbogens: Ovalfläche, Ovalgelenk.

Das Ovalgelenk ist zweiachsig; die eine Achse fällt mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammen, die andere geht durch den Mittelpunkt des Kreisbogens zur ersten senkrecht gekreuzt.

Beispiel: Vorderarm-Handwurzel-Gelenk.

β) Die Gerade liegt auf der konvexen Seite des Kreisbogens: Sattelfläche, Sattelgelenk.

Das Sattelgelenk ist auch zweiachsig; die Achsen liegen analog denen des Ovalgelenkes. Beispiel: Gelenk zwischen Os multangulum majus und Metacarpus pollicis.

2. Die Kurve hat eine beliebige Form mit Ausnahme eines Kreisbogens, die Lage der Geraden ist auch beliebig.

Solche Gelenke heissen Charniergelenke; sie haben eine Drehungsachse, die mit der Drehungsachse der Rotationsfläche zusammenfällt. Denkt man sich den einen von zwei durch Charniergelenk verbundenen Knochen feststehend, so beschreibt ein Punkt des zweiten beweglich gedachten Knochens bei der Bewegung einen Kreis. Beispiel: Gelenke zwischen den Phalangen.

Als besondere Fälle sind noch zu erwähnen:

1. Das Schraubengelenk, ein einachsiges Gelenk, bei dem ein Punkt des beweglich gedachten Knochens nicht einen Kreis, sondern eine Schraubenlinie beschreibt. Beim Schraubengelenk findet bei der Drehung zugleich eine gegenseitige Verschiebung der beiden Knochen in der Achsenrichtung statt. Beispiel: Ellenbogengelenk.

2. Das Spiralgelenk. Die Rotationsfläche des Spiralgelenks kann man sich in folgender Art zu stande gekommen denken: Die Kurve, die bei der Drehung um die Gerade die Rotationsfläche beschreibt, möge während dieser Drehung nicht denselben Abstand von der Geraden beibehalten, sondern mit Zunahme der Drehung sich der Geraden nähern. Ein Punkt der Kurve beschreibt deshalb nicht einen Kreis, sondern eine Spirallinie. Bei einem Spiralgelenk beschreibt ein Punkt des beweglich gedachten Knochens demnach auch nicht einen Kreis, sondern eine Spirale. Beispiel: Kniegelenk.

Haftmechanismen der Gelenke. Ausser durch Bänder (Ligamenta accessoria der Charniergelenke) und Spannung der um-

gebenden Muskeln werden die gelenkig verbundenen Knochen zusammengehalten durch den Luftdruck.

Schneidet man an einer Leiche sämtliche Verbindungen zwischen Oberschenkel und Becken durch, auch die Gelenkkapsel des Hüftgelenks, so bleibt der Schenkel doch im Hüftgelenk hängen, weil der Luftdruck die Gelenkflächen gegeneinander drückt. Die Kraft, mit der der Luftdruck die Knochen zusammenhält, beträgt beim Hüftgelenk etwa 22 kg, d. i. mehr als das Gewicht des Beines.

Hemmung der Bewegung gelenkig verbundener Knochen. Der Bewegungsumfang der Knochen ist natürlich ein beschränkter und wird oft noch eingeengt durch hemmende Knochenfortsätze (z. B. das Olecranon ulnae, das die Durchbiegung des Ellbogens nach vorn hemmt) und Bänder (z. B. das Ligamentum cruciatum posterius des Knies, welches das Durchdrücken des Knies nach hinten verhindert).

B. **Wirkung der Muskeln auf die Knochen.** Durch die Kontraktion eines Muskels werden seine Insertionspunkte gegeneinander verschoben. Wirksam kann daher nur ein Muskel sein, dessen Insertionspunkte gegeneinander verschiebbar sind.

Die Verschiebungsrichtung fällt nicht immer mit der Längsrichtung der Muskelfasern zusammen, weil die Insertionspunkte nicht frei gegeneinander beweglich sind, sondern der Modus ihrer Bewegung gegeneinander vorgeschrieben ist durch die Art der Knochenverbindung.

Liegen z. B. die beiden Insertionspunkte an zwei Knochen, die durch Kugelgelenk verbunden sind, und denkt man sich den einen Knochen feststehend, so kann der Insertionspunkt des anderen nur Orte einnehmen, die alle auf einer Kugelfläche liegen. Sind die Knochen durch ein Charniergelenk verbunden, so bewegt sich der beweglich gedachte Insertionspunkt sogar nur auf einem Kreise.

Durch die Kontraktion werden die Insertionspunkte einander genähert, falls die Muskelfasern gerade ausgestreckt sind zwischen den Insertionspunkten.

Sind die Muskeln nicht gerade ausgestreckt zwischen den Insertionspunkten, sondern bewegen sie sich über eine rollenartige Vorrichtung, so kann bei der Kontraktion der eine Insertionspunkt vom anderen sogar entfernt werden. Das ist z. B. der Fall beim Musculus trochlearis, dessen Insertion am Augapfel von der Insertion an der Opticusscheide bei der Kontraktion entfernt wird, weil die Trochlea als Rolle dient.

Der Muskel wirkt bloss dann mit seiner vollen Kraft auf seine Insertionspunkte bewegend, wenn diese Punkte sich in der Längsrichtung der Fasern bewegen können. In allen anderen Fällen

wirkt nur ein Teil der Muskelkraft bewegend, der gefunden wird durch Zerlegung der Kraft in Komponenten nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte.

Beispiel: In Fig. 13 bedeute AB und AC zwei Knochen, die im Charniergelenke A um eine in A senkrecht auf der Ebene der Zeichnung stehende Achse beweglich sind. J und J_1 sind die Insertionspunkte einer Muskelfaser m, deren Kontraktion den Punkt J_1 in der Richtung senkrecht auf AC bewegen würde (J ist feststehend gedacht). Die Kraft des Muskels sei dargestellt durch die Länge der Linie J_1D, dann findet man den bewegend auf J_1 wirkenden Kraftanteil, wenn man J_1D nach dem Gesetze des Parallelogramms der Kräfte zerlegt in die Komponente J_1E und die darauf senkrechte J_1F. J_1E gibt die Grösse der Kraft an, die bewegend auf J_1 wirkt, man nennt sie Drehmoment der Muskelkraft.

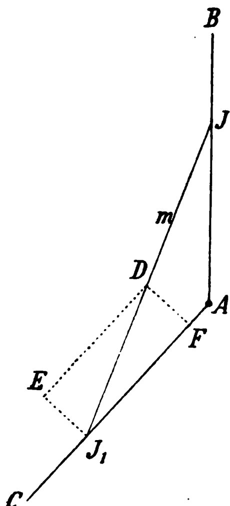


Fig 13.

Wirkt auf einen Punkt eines in Charniergelenk beweglichen Knochens ein Muskel in einer Zugrichtung, die nicht in die Ebene des Kreises fällt, in dem sich der Punkt bewegt, so muss die Muskelkraft in drei Komponenten zerlegt werden. Die eine davon, die wirksame Kraftkomponente, fällt in die Bewegungsrichtung des Punktes, die beiden anderen, unwirksamen, sind senkrecht auf der Bewegungsrichtung und auch zu einander senkrecht, eine von ihnen liegt in der Ebene jenes Kreises.

Bei einem Kugelgelenk zerlegt man die Muskelkraft in zwei Komponenten, deren Richtung in die Ebene fällt, die durch die Zugrichtung des Muskels und den Mittelpunkt der Kugel gelegt ist. Die eine der Komponenten, die wirksame, liegt in der Bewegungsrichtung des beweglich gedachten Insertionspunktes in dieser Ebene, die andere steht senkrecht darauf.

Wirken auf einen Punkt eines beweglichen Knochens zwei oder mehrere Muskeln, so wird für jeden einzelnen erst die wirksame Kraftkomponente gesucht, und aus den erhaltenen einzelnen Kraftkomponenten eine einzige Resultierende nach dem Gesetz des Parallelogramms der Kräfte konstruiert.

Synergeten heissen Muskeln, die gleichsinnig, Antagonisten solche, die entgegengesetzt bewegend auf einen Punkt wirken.

Die Bewegungen der Knochen lassen sich im übrigen nach den Hebelgesetzen zergliedern, da alle beweglichen Knochen als ein- oder zweiarmige Hebel angesehen werden können.

Hebelarm der Kraft und der Last ist die Entfernung der Gelenkachse von der Richtung, in der die Kraft und die Last wirken.

Die Hebelarme der Kraft sind im Körper meist kleiner als die Hebelarme der Last. Diese Anordnung ist aber nicht ungünstig,

weil dadurch die Bewegungen an Geschwindigkeit gewinnen, wenn auch auf Kosten der Kraft.

Während der Bewegung des beweglich gedachten Knochens ändert sich häufig die Grösse des Hebelarms der Kraft oder des Hebelarms der Last.

Von Interesse sind Verkleinerungen des Hebelarms der Last während der Bewegung, weil dabei der Muskel Arbeit leistet nach dem vorteilhaften Prinzip der Entlastung (siehe S. 165). Eine unter Entlastung des Muskels stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers im Kniegelenk. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung der Kniegelenkachse von der Schwerlinie des Körpers, d. i. dem Lote, das von dem am Promontorium gelegenen Schwerpunkte aus gefällt ist. Die Entfernung wird immer kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung annähernd Null. Die Zugrichtung des Quadriceps, der die Streckung im Knie bewirkt, behält aber während der Bewegung annähernd die gleiche Entfernung von der Kniegelenkachse bei.

§ 2. Stehen, Gehen, Laufen.

Die gewöhnliche aufrechte Haltung (Stehen) und die gewöhnlichen Ortsbewegungen (Gehen, Laufen) haben bei allen Menschen eine typische Form, weil ihnen ein gemeinsames Prinzip, nämlich das der geringsten Muskelanstrengung, zu Grunde liegt. Wir sind gewohnt, so zu stehen und uns so zu bewegen, dass die Muskeln dabei so wenig wie möglich angestrengt werden.

Aufrechtes Stehen ist die Stellung des Körpers, bei der sein Schwerpunkt senkrecht über der von beiden Füssen gebildeten Unterstützungsfläche liegt, und bei der die Glieder so gegeneinander fixiert sind, dass ihre Längserstreckungen annähernd senkrecht gerichtet sind.

Die Unterstützungsfläche ist ein Sechseck, dessen Eckpunkte von den Köpfchen des ersten und fünften Metatarsus und vom Tuber calcanei beiderseits gebildet werden. Der Schwerpunkt des Körpers liegt etwas vor dem Promontorium der Wirbelsäule.

Die Muskeln, die beim ungezwungenen Stehen die Fixation der Glieder durch ihre Kontraktion bewirken, sind im wesentlichen nur:

1. Die Wadenmuskeln, deren Anspannung verhindert, dass der Körper vornüber fällt durch Beugung der Unterschenkelknochen gegen den Fuss im Fussgelenk.

2. Die Nackenmuskeln, deren Anspannung ein Vornübersinken des Kopfes (Sinken des Kinns auf die Brust, wie im Schlafe) verhindert.

3. In geringem Masse sind noch die Hals- und Lendenmuskeln angespannt, die eine Verbiegung der Hals- und Lendenwirbelsäule verhindern.

Im übrigen werden die Glieder gegeneinander festgehalten nur durch Bänder und zwar:

1. die Ligamenta ileofemoralia superiora (Ligamenta Bertini), die verhindern, dass der Rumpf nach hinten überfällt durch Drehung in beiden Hüftgelenken;

2. die Ligamenta cruciata posteriora der Kniegelenke, die bei gestrecktem Kniegelenk verhindern, dass der Rumpf und die Oberschenkel zusammen nach vorne durch Drehung in den Kniegelenken überfallen.

Die Arme hängen schlaff am Rumpfe herab, bedürfen also keiner Mechanismen zur Fixation.

Von manchen Autoren wird angegeben, dass der Rumpf und Oberschenkel nicht nach vorne, sondern nach hinten überfallen müssten durch Drehung im Knie. Falls das richtig ist, würden nicht die Lig. cruciata posteriora, sondern Anspannung des Quadriceps femoris die Fixierung im Knie bewirken.

Die Auswärtsstellung der Füsse begünstigt die Haltung der Unterschenkel gegen die Füsse im Sprunggelenk, weil bei Auswärtsstellung der Füsse die beiden Gelenkachsen nicht in eine Richtung fallen, sondern nach vorne konvergieren. Dadurch ist eine gleichzeitige Rotation um beide Achsen ohne Stellungsveränderung der Beine unmöglich.

Ortsbewegungen.

Bei Betrachtung der Ortsbewegungen können Kopf und Rumpf mit den daran hängenden Armen als ein auf den Beinen in den Hüftgelenken balancierender Körper angesehen werden.

Die Beine dienen dazu, den Körper zu stützen und durch ihre Streckung vorwärts zu stemmen.

Die Beine können am Rumpfe pendelartig ohne Muskelanstrengung von hinten nach vorne und umgekehrt schwingen. Damit ein Bein schwingen kann, wird es durch leichte Beugung in Hüft-, Knie- und Fussgelenk etwas gehoben, während das andere den Körper stützt.

Der Oberkörper ist bei den Ortsbewegungen etwas nach vorne geneigt, und zwar um so mehr, je grösser die Bewegungsgeschwindigkeit ist.

Jede Vorwärtsbewegung kommt so zu stande, dass abwechselnd ein Bein den Oberkörper stützt und vorwärts stemmt, das andere leicht gebeugt pendelartig von hinten nach vorne schwingt.

Beim **Gehen** wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine auf dem Boden aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt. Beim **Laufen** wechselt ein Zeitraum, in dem kein Bein auf dem Boden aufsteht, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine steht, das andere schwingt.

Der Vorgang vom Beginn der Schwingung des einen Beines bis zum Beginn der nächsten Schwingung des anderen Beines wird Schritt genannt. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist um so grösser, je grösser die Schrittlänge und die Schrittzahl (resp. je kleiner die Schrittdauer) ist. Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen beschränkt — sie beträgt höchstens 2,5 m in 1 Sek. — weil wegen des gleichzeitigen Aufstehens beider Beine Schrittlänge und Schrittzahl ein gewisses Mass nicht übersteigen können. Beim Laufen kann die Bewegungsgeschwindigkeit grösser als beim Gehen gemacht werden, weil die Schrittlänge und die Schrittzahl wegen des gleichzeitigen Schwingens beider Beine grösser werden können.

Die Bewegungsgeschwindigkeit ist beim Gehen um so grösser, je niedriger die Schenkelköpfe getragen werden.

Gleichzeitig mit den Bewegungen der Beine findet ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme statt.

Die abwechselnden Hebungen und Senkungen des Körperschwerpunkts sind beim Gehen gering (etwa 32 mm).

Die Arbeitsleistung des Körpers beim Gehen in der Ebene beträgt pro Schritt etwa 3 Kilogrammmeter, beim Lauf mehr; es ist das allerdings keine bleibende Arbeit, weil bei jedem Schritte die Erhebung des Körpers gleich wieder rückgängig gemacht wird.

§ 3. **Stimm- und Sprachbildung.**

1. Stimmbildung.

Der Kehlkopf mit den Stimmbändern bildet eine Zungenpfeife mit membranösen Zungen. Bei der Stimmbildung werden die Innenränder der Stimmbänder bis zur Berührung einander genähert und gespannt. Wenn nun die Exspirationsluft durch den Kehlkopf streicht, versetzt sie die Stimmbänder in Schwingungen. Durch die Schwingungen der Stimmbänder wird die Stimmritze abwechselnd geöffnet und wieder geschlossen, so dass die Exspirationsluft stossweise aus dem Kehlkopf austritt. So entstehen Luftschwingungen, die durch Resonanz im Lungenluftraum, im Mund und im Rachen verstärkt und von unserem Ohr als Schall empfunden werden.

a) Mechanismus der Stimmbandeinstellung.

Die Kehlkopfknorpel, die für die Stimmbandeinstellung in Betracht kommen, sind:

1. Der Ringknorpel oder Grundknorpel, ein Knorpelring im oberen Ende der Tracheawand; er hat die Form eines Siegelrings, das Siegel nach hinten gerichtet (cr Fig. 14).

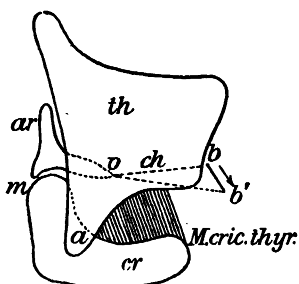


Fig. 14. Kehlkopf im Profil. th: Schildknorpel. a: Kleines Horn des Schildknorpels. ar: Giessbeckenknorpel. m: Processus muscularis. v: Processus vocalis. ch: Stimmband. cr: Ringknorpel. b—b_1: Bewegungsrichtung des Schildknorpels bei Kontraktion des Musculus cricothyreoideus (M. cric. thyr.).

2. Der Schildknorpel oder Spannknorpel (th) besteht aus zwei vorn unter rechtem Winkel zusammenstossenden, senkrecht stehenden Platten, deren hinterer Rand oben in die grossen, unten in die kleinen Hörner (a) übergeht. Die Spitzen der kleinen Hörner sind gelenkig verbunden mit den Seitenflächen des Ringknorpels. Die Gelenkachse, um die sich der Schildknorpel gegen den Ringknorpel in diesen gelenkigen Verbindungen dreht, ist horizontal von rechts nach links gerichtet.

3. Die Giessbecken- (Arytaenoid-) oder Stellknorpel (ar), zwei dreiseitige Pyramiden, deren Grundflächen durch Gelenk beweglich auf dem hinteren Teile des oberen Randes des Ringknorpels stehen.

Die Stimmbänder sind faltige Vorsprünge der inneren Kehlkopfwand, die sich vorne an der Hinterwand des Schildknorpels, hinten an den Processus vocales, d. s. die vorderen Spitzen der dreiseitigen Grundflächen der Giessbeckenknorpel, anheften. Bei ruhigem Atmen ist der Raum zwischen den Stimmbändern und den beiden Giessbeckenknorpeln, die Stimmritze, offen. Sie hat die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks (Glottis respiratoria, Fig. 16 I). Soll die Stimmritze zur Stimmbildung verengt werden, so müssen die Giessbeckenknorpel einander bis zur Berührung genähert und die Stimmbänder gespannt werden.

A. Zum Verschluss der Stimmritze dienen:

1. Der Musculus arytaenoideus transversus und obliquus oder interarytaenoideus, der an der Hinterseite beider Stellknorpel inseriert und durch seine Kontraktion den hinteren Teil beider Stellknorpel nach der Medianlinie zu zieht (siehe Fig. 15 u. 16 II u. III).

2. Der **Musculus crico-arytaenoideus lateralis** beiderseits, der von der Seitenfläche des Ringknorpels nach hinten oben zum Processus muscularis (seitliche Spitze der Grundfläche des Stellknorpels) geht, und dessen Kontraktion den Stellknorpel so um eine vertikale Achse dreht, dass der Processus vocalis zur Medianlinie rückt.

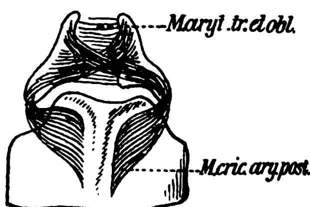


Fig. 15. Hintere Seite des Kehlkopfes, mit dem Musculus arytaenoideus transversus et obliquus und dem Musculus crico-arytaenoideus posticus.

Sein Antagonist ist der **Crico-arytaenoideus posticus**, der für sich allein den Processus vocalis nach aussen bewegt, dagegen in Gemeinschaft mit dem Lateralis den ganzen Stellknorpel nach aussen zieht, wodurch die Stimmritze geöffnet wird.

B. Zum Spannen der Stimmbänder dienen:

1. Der **Musculus cricothyreoideus**, der den Schildknorpel nach vorne und etwas nach unten zieht und dadurch die am Schildknorpel befestigten Stimmbänder spannt.

2. Der **Musculus thyreo-arytaenoideus**, der im Stimmband liegt und für sich allein als Antagonist des vorigen wirkt.

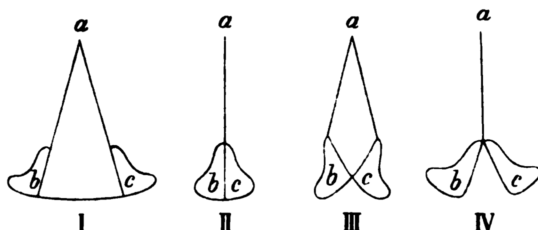


Fig. 16. Schema der Stimmbandeinstellung.
a: Vorderes Ende der Stimmbänder, b und c: Grundfläche der Giessbeckenknorpel. I: Ruhestellung. II: Die Giessbeckenknorpel sind einander genähert, die Stimmbänder zur Stimmbildung eingestellt. III: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. arytaen. transversus u. obliquus und des M. crico-arytaenoid. posticus. IV: Form der Stimmritze bei Kontraktion des M. crico-arytaenoid. lateralis.

Kontrahiert er sich mit dem vorigen zusammen, so wird er, mithin auch das Stimmband stärker gespannt. Seine Kontraktion trägt bei zum Verschluss der Stimmritze, indem der leicht nach aussen gebogene Rand der Stimmbänder durch seine Kontraktion gerade gestreckt wird.

Innervation: Der Cricothyreoideus wird vom Nervus laryngeus superior, alle anderen vom Laryngeus inferior innerviert.

b) Höhe, Umfang und Klangfarbe der menschlichen Stimme.

Die **Tonhöhe** ist bei Zungenpfeifen abhängig von der Schwingungszahl der Zunge. Letztere aber hängt bei membranösen Zungen ab von ihrer Länge, Spannung und Dicke. Die Tonhöhe der menschlichen Stimme ist daher um so höher, je kleiner die Länge, je grösser die Spannung und je geringer die Dicke der schwingenden Teile der Stimmbänder sind.

Die individuellen Verschiedenheiten der Höhe der Stimme beruhen auf Unterschieden in der Länge und Dicke der Stimmbänder. So sind die Stimmbänder beim Manne dicker und länger (18 mm lang) als bei der Frau (12 mm lang), daher hat der Mann eine tiefere Stimme als die Frau.

Kinder zeigen den durch das Geschlecht bedingten Unterschied der Stimme nicht. Der Stimmwechsel erfolgt beim Manne zur Zeit der Pubertät. Kastrierte Männer behalten die Kinderstimme bei.

Ein und dasselbe Individuum bringt verschieden hohe Töne hervor durch:

1. Veränderung der Spannung der Stimmbänder; diese kann bewirkt werden

a) durch Veränderung des Kontraktionszustandes der spannenden Muskeln;

b) durch Veränderung der Stärke des anblasenden Luftstromes.

Je stärker der anblasende Luftstrom ist, desto mehr kommt nämlich den Stimmbändern eine neue, etwas nach oben vorgebauchte Gleichgewichtslage zu, die eine grössere Spannung bedingt, als wenn die Bänder gerade zwischen den Ansatzpunkten ausgestreckt wären.

Die Stärke des anblasenden Luftstromes entspricht gewöhnlich einem Druck von 13—17 mm Quecksilber.

2. Verschiedene Länge und Breite des schwingenden Teiles der Stimmbänder:

a) Aenderung der Länge des schwingenden Teiles geschieht durch festeres oder loseres Aneinanderpressen der Stellknorpel. Bei losem Verschluss schwingen die Ränder der Stellknorpel mit, bei festem Verschluss schwingen nur die eigentlichen Stimmbänder. Im ersteren Falle ist die schwingende Zunge länger als im zweiten.

b) Entweder infolge von Besonderheiten der Kontraktion des Musculus thyreo-arytaenoideus oder dadurch, dass die als falsche

Stimmbänder bezeichneten Schleimhautwülste auf die wahren Stimmbänder aufgelegt werden, und sie bis auf einen schmalen Saum am inneren Rande an den Schwingungen hindern, scheint bewirkt werden zu können, dass der innerste Saum allein schwingt. Die Kleinheit des schwingenden Teiles bedingt grosse Höhe der Töne. Es geschieht das bei der sogenannten Fistel- oder Kopfstimme.

3. Veränderung der Dicke der Stimmbänder.

Fasern des Musculus thyreo-arytaenoideus, die vertikal verlaufen, nähern durch ihre Kontraktion die obere und untere Fläche der Stimmbänder einander und verändern so die Dicke der Stimmbänder.

Der **Umfang** der Stimme ist die Gesamtheit der Töne, die ein Individuum hervorbringen kann; er beträgt für gewöhnlich etwa zwei Oktaven. Die Lage der einzelnen Stimmen ist individuell verschieden. Die Töne liegen beim Bass zwischen E und f′, beim Tenor zwischen c und c″, beim Alt zwischen f und f″, beim Sopran zwischen c′ und c‴.

Die **Klangfarbe** der Stimme ist abhängig von der Zahl und Stärke der Obertöne, die den im Kehlkopf entstehenden Grundton begleiten, ferner von beigemischten Geräuschen.

Bei ein und demselben Individuum unterscheiden wir nach dem Klang der Stimme die Bruststimme von der Kopfstimme.

Bei der Bruststimme findet Resonanz vorwiegend im Thorax statt, sie enthält die tiefen Töne; bei der Fistelstimme findet Resonanz vorwiegend in den oberen Lufträumen (Mund, Rachen und Nase) statt, sie enthält die hohen Töne. Die Resonanz hat nur Einfluss auf die Klangfarbe und die Stärke, nicht auf die Höhe der Stimme.

Der Unterschied zwischen Sprech- und Singstimme ist noch nicht hinreichend erklärt.

2. **Sprache.**

Die Sprachlaute sind Exspirationsgeräusche, die in der Mund- oder Nasenhöhle und in der Rachenhöhle entstehen, bald mit, bald ohne Begleitung der Stimme.

Vokale sind Sprachlaute mit begleitender Stimme. Die Töne, die in Rachen- und Mundhöhle entstehend sich zu der Stimme gesellen, und ihr den Vokalcharakter aufprägen, heissen Formanten der Vokale.

Jeder Vokal hat ein oder zwei charakteristische Formanten, die unabhängig von der Höhe der Stimme zu stande kommen. Diese Formanten sind nach Helmholtz: für u: f; für o: b′; für a: b″; für e: f′ und b‴; für i: f und d⁗. Andere Autoren geben andere Formanten an.

Die Verschiedenheiten der Formanten sind bedingt durch die Verschiedenheit der Gestalt der Mund- und Rachenhöhle. Bei a hat die Mund- und Rachenhöhle die Gestalt eines vorne weit offenen Trichters, bei o und u die einer Flasche mit kurzem Hals, bei e und i die einer Flasche mit langem Hals.

Vielleicht sind ausser diesen bestimmten Formanten aber auch noch solche an der Vokalbildung beteiligt, die durch Resonanz in Mund- und Rachenhöhle entstehen und in ihrer Höhe abhängig sind von der Höhe der Stimme, ebenso wie Obertöne vom Grundton.

Konsonanten sind Sprachlaute ohne begleitende Stimme; sie werden eingeteilt in:

1. Nasallaute: m, n, ng, entstehen bei verschlossener Mundhöhle, wenn die Luft durch die Nase streicht.
2. Verschlusslaute: b, p, d, t, g, k, entstehen bei Abschluss der Nasenhöhle, wenn in der Mundhöhle ein die Exspiration hemmender Verschluss gebildet oder aufgehoben wird.
3. Reibungslaute: w, v, f, s, l, ch, entstehen, wenn die Luft durch eine verengte Stelle der Mundhöhle streicht.
4. Zitterlaute: r, entstehen, wenn die Mundhöhlenwand an einer verengten Stelle durch die Exspirationsluft in zitternde Bewegung versetzt wird.

Nach der Stelle der Mundhöhle, wo der Verschluss oder die Verengerung gebildet wird, unterscheidet man noch labiale, dentale und gutturale Konsonanten.

h entsteht, wenn bei Abschluss der Nasenhöhle die Exspirationsluft ungehindert durch den offenen Mund streicht.

Kapitel XVI. Allgemeine Nervenphysiologie.

§ 1. Allgemeines über Bau und Funktion der Nervenelemente.

Das Nervensystem ist aufgebaut aus Nerveneinheiten. Die Nerveneinheit oder das **Neuron** besteht aus:

1. einer Nervenzelle,

2. deren Fortsätzen, die zu unterscheiden sind in:

a) Protoplasmafortsätze oder Dendriten, kurze Fortsätze, die sich vielfach teilen und bald an Dicke abnehmen,

b) einen Achsenzylinderfortsatz oder Neurit, der sich von den Protoplasmafortsätzen durch sein hyalines, glattrandiges Aussehen unterscheidet; er behält in seinem oft langen, Verlaufe gleichmässige Dicke bei; an seinem Ende teilt er sich in ein feines Astwerk, das sogenannte Endbäumchen. Manche Achsenzylinderfortsätze geben Seitenäste (Kollateralen) ab, die auch Endverästelungen tragen. Der Achsenzylinder, der wichtigste Teil jeder Nervenfaser, zeigt zuweilen eine feine Längsstreifung, welche der Ausdruck einer Zusammensetzung aus Fibrillen ist. Zwischen den Fibrillen findet sich eine feinkörnige Zwischensubstanz, Neuroplasma genannt.

Die physiologischen Vorgänge in einer Nerveneinheit bestehen darin, dass zunächst die Zelle in Erregung gerät und zwar entweder selbständig (automatisch) oder durch äussere Reize, die von den Protoplasmafortsätzen aufgenommen und der Zelle zugeleitet werden. Die Zelle überträgt die Erregung auf den Achsenzylinderfortsatz, der sie bis zu seinem Endbäumchen leitet. Von da geht sie über auf die Gebilde, mit denen die Endbäumchen verknüpft sind (Zellen anderer Nerveneinheiten, Muskelfasern oder Drüsenzellen).

Demnach leiten die Protoplasmafortsätze cellulipetal, d. h. zu ihrer Zelle hin; der Achsenzylinderfortsatz dagegen leitet cellulifugal, d. h. von seiner Zelle weg. Im Sinne dieser Lehre sind die cellulipetal leitenden peripheren sensiblen Nerven eigentlich als verlängerte Protoplasmafortsätze, nicht als Achsenzylinderfortsätze aufzufassen.

Der Erregungs- und Leitungsvorgang im einzelnen Neuron ist der physiologische Elementarvorgang, der

den Funktionen des Nervensystems zu Grunde liegt. Ein nervöser Vorgang ist um so komplizierter, je mehr hinter- und nebeneinander geschaltete Neurone die Erregung zu durchlaufen hat.

Die Uebertragung der Erregung von einem Neuron auf ein anderes wird wahrscheinlich vermittelt durch feinste Nervenfibrillen, die das Endbäumchen des einen Neurons mit den Protoplasmafortsätzen des anderen verbinden, sich aber anatomisch nicht leicht nachweisen lassen.

Neuroglia, Nervenmark und Nervenscheiden scheinen nur die Bedeutung von Schutz- und Stützorganen für die eigentliche Nervensubstanz zu haben.

Die allgemeine Nervenphysiologie ist entsprechend den Teilen des Neurons einzuteilen in:

1. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern (einschliesslich der eigentlich als Protoplasmafortsätze aufzufassenden sensiblen Nerven).

2. Allgemeine Physiologie der Nervenzellen.

§ 2. Allgemeine Physiologie der Nervenfasern.

1. Die Erregung und Erregungsleitung der Nerven.

Die Nervenfasern dienen dazu, Erregungen von dem einen Endorgan, dem Aufnahmeorgan (Sinnesorgan oder Nervenzelle) zu dem anderen Endorgan, dem Erfolgorgan (Muskel, Drüsenzelle oder andere Nervenzelle) durch sich hindurch zu leiten.

Die Erregung des Nerven erfolgt normal vom Aufnahmeorgan aus, kann aber auch an jeder Stelle des Nerven durch künstliche Reize bewirkt werden.

Die Natur des Erregungsvorganges und der Reizleitung ist unbekannt. Die einzige Erscheinung der Erregung, die bisher am erregten Nerven selbst beobachtet ist, ist eine elektrische. In

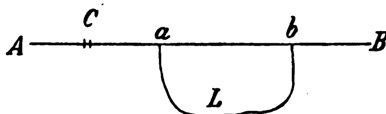


Fig. 17.

Erregung befindliche Stellen des Nerven verhalten sich elektrisch negativ gegen unerregte. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist nicht bekannt.

Legt man einem Nerven AB (Fig. 17) an den Stellen a und b die Enden eines elektrischen Leiterkreises L an und reizt die Stelle C etwa

mit einem Induktionsstrom, so geht kurze Zeit darauf, wenn die Erregung bis a geleitet ist, ein elektrischer Strom durch L von b nach a; ist die Erregung in a erloschen und nach b weiter geleitet, so geht der Strom durch L nun von a nach b. Diese Ströme heissen **Aktionsströme.** Sie haben einen so schnellen Verlauf und folgen so schnell aufeinander, dass sie mit gewöhnlichen Galvanometern nicht nachzuweisen sind, sondern nur mit sehr schnell reagierenden elektrometrischen Instrumenten (Kapillarelektrometer) oder mittelst besonderer Versuchsanordnungen, bei denen die Wirkung auf eine Magnetnadel verstärkt wird dadurch, dass eine Reihe von gleichsinnig gerichteten, kurz nacheinander durch den Leiterkreis gehenden Aktionsströmen auf die Nadel wirkt (Bernsteins repetierendes Differentialrheotom).

Schneidet man einen Nerven quer durch und legt der Schnittfläche das eine, einer Stelle der Längsoberfläche das andere Ende eines Leiterkreises an, so geht in dem Leiterkreis ein Strom von der Längsoberfläche zum Querschnitt (**Ruhestrom des Nerven**). An der Schnittfläche fängt der Nerv nämlich an abzusterben und dieses Absterben geht einher mit Vorgängen, die den Nerven hier elektrisch negativ gegen die noch nicht absterbenden Stellen erscheinen lassen. Wird in solchem Falle die Stelle der Längsoberfläche erregt, so tritt dadurch eine Verminderung der Intensität oder eine **„negative Schwankung“** des Ruhestroms ein.

Sonst ist die Nervenerregung nur zu erkennen an dem Erfolg, den die Reizübertragung auf das Endorgan hat (Muskelkontraktion bei motorischen, Sinnesempfindung bei sensiblen Nerven).

2. Gesetze der Erregungsleitung.

a) Die isolierte Leitung. In einem aus mehreren Fasern bestehenden Nervenstamm geht die Erregung einer Faser nicht auf die anderen über.

b) Doppelsinnige Leitung. Ein Nerv, der an einer Stelle von einem künstlichen Reiz getroffen wird, leitet die Erregung nicht nur in der Richtung, in der die Reizleitung unter physiologischen Verhältnissen erfolgt, sondern auch in umgekehrter Richtung.

Der zum Musculus gracilis des Frosches tretende Nerv teilt sich gabelförmig in zwei Aeste, von denen der eine die obere, der andere die untere Hälfte des Muskels innerviert. In der Gabelung teilen sich die Achsenzylinder der einzelnen Fasern, so dass jeder Achsenzylinder sowohl in den oberen als in den unteren Teil des Muskels einen Ast abgibt. Halbiert man den Muskel durch Querschnitt, ohne die Nervengabel zu verletzen und reizt man dann nur den einen Ast der Gabel, so zucken doch beide Muskelhälften. Die Erregung geht also im gereizten Ast nicht nur zentrifugal, sondern auch zentripetal und dann in dem anderen Ast wieder zentrifugal.

Die elektrischen Phänomene der Erregung breiten sich entsprechend der doppelsinnigen Leitung nach künstlicher Reizung beiderseits vom Reizorte aus.

c) Die Geschwindigkeit der Reizleitung. Im ausgeschnittenen Froschnerven bei Zimmertemperatur legt der Reiz in einer Sekunde eine Wegstrecke von 27 m zurück. Beim Menschen wird

die Geschwindigkeit verschieden angegeben (zwischen 30 und 60 m in der Sekunde).

Zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven reizt man den Nerven eines Nervmuskelpräparates zweimal, das erste Mal an einem dem zugehörigen Muskel möglichst nahen Orte, das zweite Mal möglichst weit vom Muskel entfernt, und bestimmt in beiden Fällen die Latenzzeit, d. i. die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn der Kontraktion. Am besten geschieht das mit der graphischen Registrierung der Kontraktion. Die Latenzzeit ist bei Reizung der entfernten Stelle grösser als bei Reizung der dem Muskel nahen Stelle. Der Unterschied der Latenzzeiten ist die Zeit, in der der Reiz die Strecke des Nerven zwischen den zwei Reizorten durchläuft. Man rechnet aus diesen Daten aus, welche Strecke der Reiz in einer Sekunde durchlaufen würde.

Die nach ähnlichem Prinzip bei lebenden Menschen angestellten Versuche haben nicht zu konstanten Resultaten geführt.

3. Die erregenden und erregbarkeitändernden Einflüsse.

Die erregenden Einflüsse bewirken in vielen Fällen auch Aenderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit. Daher erörtert man diese Wirkungen zweckmässig alle zusammen.

a) Mechanische Einflüsse. Schlagen, Zerren, Quetschen, Schneiden, Schrumpfung durch Austrocknen erregen den Nerven, vernichten zugleich aber auch meist die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

b) Thermische Einflüsse. Temperaturen über 45° C. und unter der Gefriertemperatur vernichten die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit. Innerhalb des Bereiches der unschädlichen Temperaturen ist die Erregbarkeit und die Reizleitungsgeschwindigkeit um so grösser, je höher die Temperatur ist. Erregend wirken nur sehr plötzliche und starke Temperaturänderungen, z. B. Berühren des Nerven mit einer glühenden Nadel.

c) Chemische Einflüsse. Diese sind einzuteilen in:

1. solche, die die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit vernichten, ohne erst zu erregen, z. B. Säuren, Ammoniak;

2. solche, die erst erregen, dann lähmen, z. B. konzentrierte Salzlösungen, Glycerin.

Lässt man auf eine Stelle eines motorischen Nerven Kohlensäuregas einwirken, so wird sie unerregbar gegen elektrischen Reiz, aber nicht leitungsunfähig, denn wenn man oberhalb der betreffenden Stelle reizt, wird die Erregung doch zum Muskel hin fortgepflanzt. Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit sind also bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander.

d) Elektrische Einflüsse.

Ein konstanter Strom von hinreichender Stärke durch den Nerven in dessen Längsrichtung hindurchgeleitet bewirkt

1. bei seiner Schliessung:

Erregung und Erregbarkeitserhöhung an der Stelle seines Austritts (der Kathode);

Erregbarkeitsverminderung und Herabsetzung der Leitungsfähigkeit an der Stelle seines Eintritts (der Anode);

2. bei seiner Oeffnung:

kurz dauernde Herabsetzung der Erregbarkeit und der Leitungsfähigkeit an der Kathode;

Erregung sowie kurz dauernde Erhöhung der Erregbarkeit an der Anode.

Die Erregung durch den elektrischen Strom, die beim motorischen Nerven an der Kontraktion des zugehörigen Muskels erkannt wird, erfolgt in der Regel nur im Moment der Schliessung und Oeffnung des Stromes (Schliessungs- und Oeffnungszuckung), seltener kommt es vor, dass der Strom während seiner Dauer (Schliessungstetanus) und einige Zeit hindurch nach der Oeffnung (Oeffnungstetanus) erregende Wirkung äussert. Es hängt also der Grad der Erregung des Nerven hauptsächlich von der Veränderung der Stromstärke, nicht von der absoluten Intensität des Stromes ab. Die Veränderung der Stromstärke wirkt um so stärker, je schneller sie erfolgt. Aus diesem Grunde erhält man oft keine Erregung, wenn man den Strom nicht plötzlich schliesst oder öffnet, sondern langsam entstehen und schwinden lässt (Einschleichen und Ausschleichen des Stromes). Die Erregung ist bei der Schliessung stärker als bei der Oeffnung, so dass die schwächsten überhaupt wirksamen Ströme nur Schliessungserregung geben.

Der Strom erregt nicht, wenn er genau quer durch die Nervenfaser geht.

Wenn man durch den Nerven N (Fig. 18) eines Nervmuskelpräparates einen Strom leitet, der bei + eintritt, bei — austritt und nun die Latenzzeit der Schliessungs- und Oeffnungszuckung bestimmt (in derselben Weise wie bei der Bestimmung der Reizleitungsgeschwindigkeit, siehe S. 188), so ergibt sich, dass die Latenzzeit bei Schliessung grösser ist als bei Oeffnung. Lässt man den Strom in umgekehrter Richtung durch N gehen, so ist nun die Latenzzeit bei Schliessung kleiner als bei Oeffnung. Der Unterschied der Latenzzeiten entspricht in beiden Fällen der Zeit, in der der Reiz durch das Nervenstück zwischen den beiden Elektroden geleitet wird. Dadurch ist bewiesen, dass die Erregung bei Schliessung an der Kathode, bei Oeffnung an der Anode erfolgt.

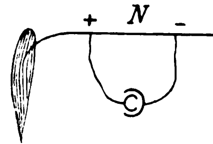


Fig. 18.

Die Erregbarkeitsänderungen, die der Strom an einer Elektrode bewirkt, werden untersucht, indem man den Nerven neben der Elektrode mit einem Reiz von gleichbleibender Stärke das eine Mal vor der Einwirkung

des konstanten Stromes, das zweite Mal während der Durchleitung reizt und zusieht, ob die erhaltene Erregung das zweite Mal grösser oder kleiner ist als das erste Mal.

Die Erregbarkeit ist während der ganzen Dauer des Stromes verändert. Der Zustand veränderter Erregbarkeit durch den Strom heisst Elektrotonus; der Zustand erhöhter Erregbarkeit an der Kathode heisst Katelektrotonus, der Zustand herabgesetzter Erregbarkeit an der Anode heisst Anelektrotonus.

Die Beziehung der erregenden zur erregbarkeitändernden Wirkung des Stromes lässt sich in dem Satz ausdrücken: Das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus wirkt erregend.

Die Herabsetzung der Leitungsfähigkeit, die bei Schliessung an der Anode, bei Oeffnung für kurze Zeit an der Kathode erfolgt, ist bei starken Strömen so gross, dass der Nerv hier ganz leitungsunfähig wird. Befindet sich eine solche leitungsunfähige Stelle zwischen Reizort und Erfolgorgan (Muskel), so bleibt der Erfolg der Erregung im Erfolgorgan aus. Das geschieht in folgenden beiden Fällen:

1. bei der Schliessung, wenn die Anode zwischen Erfolgorgan und Kathode liegt;
2. bei der Oeffnung, wenn die Kathode zwischen Erfolgorgan und Anode liegt.

Zuckungsgesetz: Aus den bisher erörterten Thatsachen ergibt sich für den motorischen Nerven folgende Abhängigkeit der Erregung des Muskels von der Stärke des Stromes und seiner Richtung im Nerven:

Strom-stärke		Aufsteigender Strom	Absteigender Strom
schwach	Schliessung: Oeffnung:	Zuckung Ruhe	Zuckung Ruhe
mittel	Schliessung: Oeffnung:	Zuckung Zuckung	Zuckung Zuckung
stark	Schliessung: Oeffnung:	Ruhe Zuckung	Zuckung Ruhe

Der Strom heisst aufsteigend, wenn er im Nerven in der Richtung vom Muskel zum Zentrum geht, absteigend, wenn er vom Zentrum zum Muskel hingeht.

Das Zuckungsgesetz erklärt sich so: Bei schwachen Strömen wirkt nur der stärkere Reiz, d. h. das Entstehen des Katelektrotonus erregend, noch

nicht das Verschwinden des Anelektrotonus, daher entstehen nur Schliessungszuckungen. Bei mittelstarkem Strom wirkt sowohl Entstehen des Katelektrotonus als Verschwinden des Anelektrotonus erregend. Daher entstehen sowohl Schliessungs- als Oeffnungszuckungen.

Bei starkem aufsteigendem Strom bleibt aber die Schliessungszuckung aus, weil die Erregung von der Kathode nicht durch die leitungsunfähige Stelle an der Anode hindurch kann. Bei starkem absteigendem Strom bleibt die Oeffnungszuckung aus, weil die Erregung von der Anode nicht durch die leitungsunfähige Stelle an der Kathode hindurch kann.

Ein Strom, der durch eine Strecke eines markhaltigen Nerven geleitet wird, breitet Stromschleifen im ganzen Nerven aus, auch ausserhalb der Strecke zwischen den Elektroden. Wenn man an zwei Stellen ausserhalb dieser Strecke die Enden eines Leiterkreises anlegt, geht durch diesen Leiterkreis infolge der Stromverzweigung ein Strom hindurch. Diese Erscheinung hat insofern physiologisches Interesse, als die Stromverzweigung bedingt ist durch eine eigenartige Polarisierbarkeit der lebenden Nervenfasern. Die Stromschleifen lassen sich nicht mehr nachweisen im abgestorbenen Nerven. Man bezeichnet die ganze Erscheinung als physikalischen Elektrotonus im Gegensatz zum physiologischen Elektrotonus (Erregbarkeitsänderung).

Der elektrische Leitungswiderstand der Nerven ist in der Faserrichtung 2½ Millionen mal, in querer Richtung 12½ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers.

Induktionsströme erregen nur an der Kathode, verhalten sich also wie schwache Ströme im Sinne des Zuckungsgesetzes.

Für den unversehrt im Körper befindlichen motorischen Nerven des Menschen gilt scheinbar eine andere Zuckungsformel als für den ausgeschnittenen Nerven eines Nervmuskelpräparates. Wenn man eine Elektrode auf die Haut über einen zu untersuchenden Nerven aufsetzt, die andere weit davon entfernt an einer indifferenten Körperstelle (im Rücken oder Nacken), so erhält man bei den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen eine Schliessungszuckung, wenn die auf den Nerven gesetzte Elektrode die Kathode ist: „Kathodenschliessungszuckung". Bei etwas stärkeren Strömen erfolgt die „Anodenschliessungs- und Anodenöffnungszuckung" (wenn die am Nerven befindliche Elektrode die Anode ist), und erst bei sehr starken Strömen auch die „Kathodenöffnungszuckung". Die scheinbare Abweichung dieser Zuckungsformel von der für den ausgeschnittenen Froschmuskel geltenden ist bedingt durch die Art der Stromverteilung im menschlichen Körper. Der Nerv wird hier von Stromschleifen in verschiedener Richtung schräg und quer durchsetzt und nicht wie der ausgeschnittene Nerv einfach in seiner ganzen Länge durchströmt.

e) Die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit hängt ausser von den bisher erwähnten äusseren Einflüssen noch von der Erhaltung

der normalen Lebensbedingungen ab. Nicht nur aus dem Körper ausgeschnittene Nervenfasern verlieren allmählich ihre Leitungsfähigkeit und Erregbarkeit, sondern auch solche, die in irgend einer Weise (durch Schnitt oder krankhaften Prozess) ihren normalen Zusammenhang mit der Nervenzelle verloren haben. Der Nerv stirbt dann ab, was sich anatomisch durch Schwund des Achsenzylinders und Nervenmarks und Ersatz derselben durch Bindegewebe äussert. Zuweilen folgt auf die Degeneration eine Regeneration der Nervenfasern von dem mit der Zelle des betreffenden Neurons noch zusammenhängenden Stumpf aus.

Eine Veränderung der Erregbarkeit des Nerven durch Ermüdung hat sich bisher noch nicht mit Sicherheit nachweisen lassen.

Ueber die besondere chemische Zusammensetzung der eigentlichen nervösen Substanz der Nervenfasern ist nichts bekannt. Stoffwechselvorgänge haben sich weder im ruhenden noch im erregten Nerven nachweisen lassen. Jedenfalls ist der Stoffumsatz auch im erregten Nerven ein sehr geringer, da die Nerven nicht nachweislich ermüden und da die Blutzufuhr wegen der Gefässarmut nur spärlich sein kann.

Die Hüllen der Nervenfasern enthalten Neurokeratin in der Markscheide, sowie Fett, Cholesterin, Lecithin und Protagon im Nervenmark.

4. Der Erfolg der Erregungsleitung.

Die Art des Erfolgs der Erregungsleitung im Erfolgorgan hängt nicht ab von der Art der Reizung, sondern von der Natur des Erfolgorgans; z. B. bringt jeder wirksame Reiz beim motorischen Nerven nur Muskelkontraktion, beim sekretorischen Nerven nur Sekretion, bei einem sensiblen Nerven nur Sinnesempfindung hervor und zwar im letzteren Falle nur diejenige Art von Sinnesempfindung, die für die betreffende Sinneszelle spezifisch ist.

Die Nervenfasern werden, je nach der Richtung, in der sie normal leiten, eingeteilt:

1. zentrifugale (motorische, sekretorische) führen von einer Nervenzelle zu einem peripheren Organ;

2. zentripetale (sensible, reflektorisch wirksame) führen von einem Sinnesorgan zu einer Nervenzelle;

3. interzentrale führen von einer Nervenzelle zu einer anderen.

Ausser der Funktion, Erregungen zu leiten, kommt den Nervenfasern ein Einfluss auf den Ernährungszustand des Organs, zu dem sie führen, zu. Nach Durchschneiden der Nerven zeigen die zugehörigen Organe Ernährungsstörungen, z. B. sterben die Muskeln nach Durchschneidung ihrer Nerven ab.

§ 3. Allgemeine Physiologie der Nervenzelle.

Alle Funktionen des Nervensystems, die aus den uns bekannten Funktionen der Nervenfasern nicht zu erklären sind, schreiben wir den Nervenzellen zu, weil wir kein anderes nervöses Element kennen, dem wir sie zuschreiben könnten. Es fallen jedoch diese Funktionen wahrscheinlich nicht der ganzen Nervenzelle zu, sondern nur Teilen des Protoplasmas, während vor allem der Kern nur trophische Funktionen haben dürfte.

Die trophische Wirkung der Nervenzelle geht daraus hervor, dass von der Zelle abgetrennte Nervenfasern, in manchen Fällen sogar die von ihnen versorgten Endorgane (Muskeln) absterben und degenerieren.

Die Nervenzelle ist erregbar. Ihre physiologische Erregung kommt in zweierlei Art zu stande:

1. Der Reiz entsteht durch Vorgänge in der Zelle selbst: Automatische Erregung der Zelle. Die Automatie ist entweder tonisch, wenn die Erregung stetig auf die ableitende Nervenfaser übergeht, oder rhythmisch, wenn die Erregung periodisch auf die Faser übergeht. So wirkt erregend auf die Zellen des Atemzentrums Mangel an Sauerstoff und Anhäufung von Kohlensäure, d. s. Bedingungen, die die Zelle selbst durch ihren Stoffwechsel schafft. Die Automatie des Atemzentrums ist rhythmisch. Auch das Gefässnervenzentrum wird durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung erregt; seine Automatie ist tonisch.

2. Der Reiz wird durch eine Nervenfaser der Zelle zugeleitet. Da der Reiz nun von dieser Zelle auf ihren Achsenzylinder weiter geleitet wird, so erfolgt Reizleitung von einer Nervenfaser zur anderen durch die Nervenzelle hindurch. Die Reizleitung durch die Zelle unterscheidet sich von der Reizleitung nur durch die Fasern in folgendem:

a) Die Zelle vermag die Reize selbständig zu modifizieren und zwar:

α) hinsichtlich der Intensität; sie kann die Reize geschwächt oder verstärkt weiterleiten;

β) hinsichtlich der Frequenz der Reizfolge.

Z. B. stehen die Reize, die bei ausgebreiteten Reflexen (siehe S. 199) den Muskeln zugeleitet werden, hinsichtlich ihrer Stärke und Frequenz in gar keiner Beziehung zur Stärke und Frequenz der den Reflex auslösenden Sinnesreize.

b) Die Leitung ist nicht doppelsinnig, sondern geht nur in einer Richtung vor sich.

Im Rückenmark z. B. geht die Leitung durch Zellen bei Reflexen wohl von sensiblen auf motorische Fasern über, aber nie umgekehrt; nach Reizung von motorischen Wurzeln gelingt es nicht, in den sensiblen die für die Erregung charakteristischen elektrischen Erscheinungen nachzuweisen.

c) Die Geschwindigkeit der Reizleitung durch Zellen ist viel kleiner als die durch Fasern.

Vom physiologischen Standpunkte betrachtet sind die einzelnen Leitungsvorgänge durch Zellen nur verschieden durch die Zahl der vom Reiz durchlaufenen Neuronenbahnen und durch die Modifikationen der Reize in den Zellen. Vom psychologischen Standpunkte betrachtet sind dagegen die Leitungsvorgänge durch Nervenzellen einzuteilen in:

1. Erregungsleitungen durch Zellen, die ohne Begleitung von Bewusstseinsvorgängen erfolgen. Hierher gehört der Reflex, d. i. Uebertragung einer Erregung von einer zentripetalen Faser auf eine zentrifugale durch das Zentrum hindurch, die ohne Bewusstseinsvorgänge erfolgt, ja sogar gegen den Willen geschehen kann.

2. Psycho-physische Prozesse, das sind solche Vorgänge, die von Bewusstseinsvorgängen begleitet sind. Die Reizübertragung von sensiblen Nervenfasern auf motorische durch das Zentralnervensystem hindurch, die willkürlich erfolgt, wird im Gegensatz zum Reflex „gewollte Reaktion“ genannt.

Die chemischen Prozesse, die sich in den ruhenden und erregten Nervenzellen abspielen, sind uns noch nicht bekannt. Dass sie sehr lebhaft sind, geht aus der Thatsache hervor, dass nur kurze Hemmung der normalen Blutzufuhr schon schädigend wirkt. Tod des Nervensystems durch Erstickung tritt z. B. bei Warmblütern schon in wenigen Minuten ein.

Kapitel XVII. **Rückenmark.**

Anatomische Vorbemerkung.

Der zylinderförmige Strang des Rückenmarks besteht aus einer Säule grauer Substanz, die von einem Mantel weisser Substanz umgeben ist. Auf dem Querschnitt zeigt die graue Substanz die Gestalt eines H.

Durch die graue Substanz wird jede Hälfte der weissen Substanz in drei Stränge geteilt: Vorderstrang, Seitenstrang und Hinterstrang. Zwischen Vorder- und Seitenstrang treten die vorderen Wurzeln der peripheren

Nerven aus, zwischen dem Seiten- und Hinterstrang die hinteren. In jedem der drei Stränge lassen sich noch mehrere gesonderte Bündel unterscheiden (vergl. Fig. 19):

1. Im Vorderstrang:
   a) Pyramidenvorderstrang,
   b) Vorderstranggrundbündel.
2. Im Seitenstrang:
   c) Pyramidenseitenstrang,
   d) Kleinhirnseitenstrang, dessen vorderer Teil Gowersscher Strang heisst,
   e) Seitenstranggrundbündel.
3. Im Hinterstrang:
   f) Gollscher Strang,
   g) Burdachscher Strang oder Keilstrang.

Die weisse Substanz enthält markhaltige Nervenfasern, die graue vorwiegend Nervenzellen.

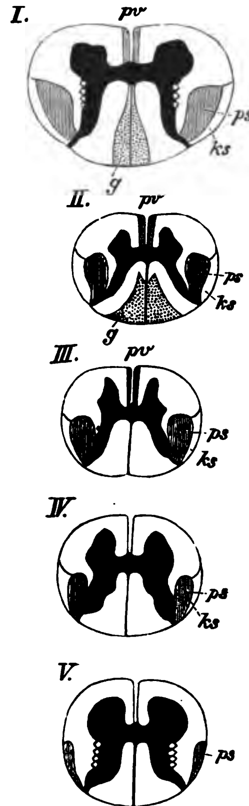


Fig. 19. Querschnitte durch verschiedene Höhen des Rückenmarks. Zur Demonstration der Stränge der weissen Substanz (nach Flechsig).
I: Höhe des 6. Cervikalnerven.
II: „ „ 3. Brustnerven.
III: „ „ 6. „
IV: „ „ 12. „
V: „ „ 4. Lendennerven.
pv: Pyramidenvorderstrangbahn.
ps: Pyramidenseitenstrangbahn.
ks: Kleinhirnseitenstrangbahn.
g: Gollsche Stränge.

Die Funktionen des Rückenmarks bestehen in Erregungsleitungen durch Fasern und Zellen, die in drei Hauptgruppen einzuteilen sind:

1. Reizleitung auf motorischen Bahnen aus dem Gehirn durch das Rückenmark in periphere Nerven.

2. Reizleitung auf sensiblen Bahnen aus den peripheren sensiblen Nerven durch das Rückenmark zum Gehirn.

3. Reizleitung aus peripheren zentripetalen Nerven durch Zellen des Rückenmarkgrau zu peripheren motorischen Nerven: Reflexe.

§ 1. Die motorischen Bahnen.

Sie werden gebildet von den Fasern der beiden Pyramidenstränge, den Vorderhornzellen und den vorderen Wurzeln.

Die Pyramidenstränge, die aus dem Gehirn kommen, geben in verschiedenen Höhen Fasern in das Rückenmarkgrau ab; daher nimmt der Querschnitt dieser Stränge nach unten ab. Die Endbäumchen der Pyramidenfasern legen sich an Vorderhornzellen an und zwar die der

Pyramidenseitenstränge an Zellen derselben Seite, die der Pyramidenvorderstränge an Zellen der anderen Seite; die Pyramidenvorderstrangfasern kreuzen sich kurz vor der Endigung an Zellen in der vorderen weissen Kommissur.

Aus den Vorderhornzellen gehen die Achsenzylinderfortsätze in die vorderen Wurzeln über.

Pathologische Erfahrungen lehren, dass die beschriebenen Bahnen motorische sind. Es gibt Erkrankungen, die ausschliesslich in motorischen Lähmungen bestehen und bei denen die Pyramidenstränge und Vorderhornzellen anatomisch nachweisbare Veränderungen erleiden (Schwund des Nervengewebes und Ersatz desselben durch Bindegewebe). Mit diesen Erfahrungen stimmen überein die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung des Faserverlaufes.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks durch Verletzung oder Erkrankung erhält man sekundäre Degeneration der Pyramidenstränge unterhalb des betroffenen Querschnitts. Da solche Nervenfasern degenerieren, die von ihren Zellen getrennt sind (siehe S. 193), so geht auch hieraus hervor, dass die Ursprungszellen der Pyramidenfasern im Gehirn liegen.

Von den zentrifugalen Bahnen im Rückenmark bedürfen noch besonderer Erwähnung die Nerven für die Atem- und Gefässmuskeln, sowie für die Schweisssekretion (siehe S. 63, 71 und 92). In den hinteren Wurzeln sollen auch einige zentrifugale Fasern (Vasodilatatoren und motorische Fasern für Eingeweidemuskeln) das Rückenmark verlassen.

§ 2. **Die sensiblen Bahnen.**

Es sind Bahnen, die aus den hinteren Wurzelfasern teils direkt, teils durch zwischengeschaltete Zellen hindurch in die Gollschen Stränge, in die Kleinhirnseitenstränge und in Fasern übergehen, die zerstreut im Seitenstranggrundbündel verlaufen.

Die peripheren sensiblen Fasern endigen zunächst in den Zellen der Spinalganglien, sie sind eigentlich verlängerte Protoplasmafortsätze dieser Zellen (siehe S. 185). Von diesen Zellen gehen die Achsenzylinder durch die hinteren Wurzeln in das Rückenmark und sondern sich hier hauptsächlich in zwei Gruppen:

1. Fasern, die den Burdachschen Strang schräg durchsetzend in den Gollschen Strang gelangen und in diesem nach oben bis in das Gehirn gehen;

2. Fasern, die mit Endbäumchen an Zellen des Rückenmarkgrau endigen. Die Neuriten dieser Zellen gehen:

a) zu den Kleinhirnseitensträngen derselben Seite und in diesen aufwärts zum Gehirn. Die Zellen dieser Neuriten liegen in den Clarkeschen Säulen, d. s. Zellanhäufungen an der medialen Seite der Basis der Hinterhörner;

b) durch die graue oder weisse Kommissur auf die andere Seite und verlaufen dort in Fasern des Seitenstranggrundbündels zerstreut oder vielleicht auch im Gowersschen Bündel aufwärts.

Die Rückenmarksschwindsucht (Tabes dorsalis) ist eine Krankheit mit rein sensiblen Lähmungen, die durch Degeneration der hinteren Wurzeln und der Gollschen Stränge bedingt ist. Daraus geht hervor, dass die Gollschen Stränge sensible Bahnen sind.

Nach querer Durchtrennung des Rückenmarks erfolgt sekundäre Degeneration der Fasern der Gollschen und Kleinhirnseitenstrangbahnen oberhalb der betroffenen Stelle, also liegen die Ursprungszellen dieser Fasern unterhalb der Stelle.

Halbseitenläsion. Ist durch eine Verletzung genau eine Seitenhälfte des Rückenmarks quer durchtrennt, so tritt unter der verletzten Stelle motorische Lähmung fast nur auf der Seite der Verletzung, sensible hauptsächlich auf der entgegengesetzten ein. Die verletzten motorischen Strangfasern liegen also im Rückenmark grösstenteils auf derselben Seite wie die zugehörigen motorischen peripheren Nerven. Die verletzten sensiblen Strangfasern liegen aber zu einem grossen Teile auf der entgegengesetzten Seite wie die zugehörigen peripheren sensiblen Nerven; letzteres ist bedingt durch die unter 2b beschriebene Kreuzung sensibler Fasern im Rückenmarkgrau.

Die hier gegebene kurze Uebersicht über die sensiblen Bahnen stellt zwar die bisher bekannten wesentlichsten Thatsachen im allgemeinen zutreffend dar, die Verhältnisse sind jedoch im einzelnen viel komplizierter, weil die langen Fasern im Rückenmark noch Aeste nach unten und nach der Seite abgeben, die im Grau endigen. So teilt sich jede der hinteren Wurzelfasern, die in die Hinterstränge eintreten, in zwei Längsäste, einen stärkeren aufsteigenden, der mit dem Gollschen Strang schliesslich zum verlängerten Mark kommt, und einen schwächeren absteigenden, der nach kurzem Verlaufe im Grau endigt. Beide Längsäste geben in ihrem Verlaufe Seitenäste, Kollateralen, ab, die auch im Grau endigen. Die Zellen der grauen Substanz, zu denen die Enden des absteigenden Längsastes und der Kollateralen gehen, geben ihrerseits wieder Neuriten ab, die auch wieder unter Abgabe von Kollateralen entweder in lange Bahnen übergehen oder nach kürzerem Verlaufe im Grau endigen. So ergibt sich, dass streng genommen nicht eine so scharfe Trennung zwischen langen sensiblen Bahnen und den nun zu beschreibenden Reflexbahnen zu machen ist, wie sie in der vorliegenden Darstellung der Uebersichtlichkeit halber gemacht wurde.

§ 3. Reflexe des Rückenmarks.

Wesen der Reflexe.

Der Reflex ist die Uebertragung der Erregung von einem zentripetalen Nerven auf einen zentrifugalen durch das Zentrum hindurch, die unwillkürlich erfolgt. Je nach dem Effekt des Reflexes in den Endorganen des zentrifugalen Nerven unterscheidet man Reflexbewegung, Reflexsekretion, Reflexhemmung. Die Reflexe des Rückenmarks sind hauptsächlich Reflexbewegungen.

Die Reflexbahnen.

Die Verbindung zentripetaler Neurone mit motorischen, die zum Zustandekommen einer Reflexbewegung nötig ist, kann sein:

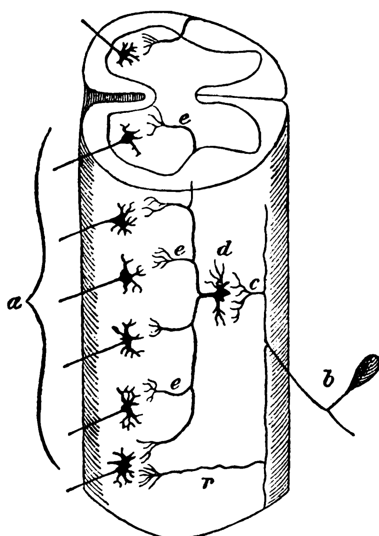


Fig. 20.

1. direkt: die Endbäumchen der zentripetalen Fasern und Kollateralen legen sich direkt an motorische Zellen an;

2. indirekt: zwischen den zentripetalen und motorischen Neuronen sind noch andere Neurone eingeschaltet.

Die direkte und indirekte Reflexbahn wird veranschaulicht durch das Schema in Fig. 20. Hier sind bei a die motorischen Zellen und Wurzeln dargestellt, b ist eine Spinalganglienzelle mit hinterer Wurzel. Die sensible Kollaterale r legt sich direkt an eine motorische Zelle an: direkte Reflexbahn. Die sensible Kollaterale c verbindet sich dagegen erst mit der Zelle d, deren Achsenzylinderfortsatz durch die Kollateralen e, e, e mit motorischen Zellen in Verbindung tritt: indirekte Reflexbahn.

Die direkte Reflexbahn unterscheidet sich also von der indirekten dadurch, dass erstere in ihrer Bahn nur zwei Zellarten hintereinander eingeschaltet enthält: nämlich die Spinalganglienzelle und die motorische Vorderhornzelle, während bei der indirekten Bahn noch eine oder mehrere andere Zellen des Rückenmarkgrau zwischen jene beiden Zellarten eingeschaltet sind.

Man ersieht, dass besonders bei der indirekten Reflexbahn eine grosse Mannigfaltigkeit der Verbindungen zentripetaler mit moto-

rischen Nerven möglich ist, wie sie auch erfordert wird durch die Mannigfaltigkeit der Ausbreitung der Reflexe.

Die Fasern derjenigen Reflexbahnen, durch welche verschiedene Höhen des Rückenmarkgrau miteinander verbunden sind, verlaufen hauptsächlich in dem Vorder- und Seitenstranggrundbündel und den Burdachschen Strängen.

Einteilung der Reflexe.

Die Reflexbewegungen, die vom Rückenmark vermittelt werden, sind leicht zu untersuchen an Kalt- und Warmblütern, bei denen eine Mitwirkung des Gehirns dadurch ausgeschlossen wird, dass man das Gehirn vom Rückenmark trennt.

Nach dem Grade der Ausbreitung der Reflexbewegungen unterscheidet man:

1. Die einfachen oder partiellen Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirkes hat die Bewegung nur eines Muskels oder nur einer beschränkten Muskelgruppe zur Folge.

Beispiel: Kniephänomen. Reizt man die sensiblen Nerven der Patellarsehne durch einen Schlag auf die Sehne, so zuckt der Musculus quadriceps femoris infolge reflektorischer Erregung und bewegt dabei den Unterschenkel.

2. Die ausgebreiteten Reflexe: Die Erregung eines sensiblen Bezirks hat Kontraktion grösserer Muskelgruppen oder der ganzen Körpermuskulatur zur Folge. Man unterscheidet:

a) Ausgebreitete geordnete Reflexe: Auf die Reizung erfolgen zweckmässige Bewegungen, die zur Abwehr des Reizes oder zur Flucht vor demselben dienen.

Betupft man z. B. die Pfote eines enthaupteten Frosches mit einem Tropfen Säure, so wischt der Frosch den Tropfen ab, kneift oder sticht man ihn, so sucht er zu entfliehen. Auch beim schlafenden Menschen sind ähnliche reflektorisch erfolgende Abwehrbewegungen zu beobachten.

Diese Bewegungen sehen wie willkürliche Bewegungen aus; ob sie von Bewusstseinsvorgängen in den Rückenmarkszellen begleitet sind, lässt sich aber nicht entscheiden, weil man über etwaige subjektive Wahrnehmungen in diesen Zellen nichts in Erfahrung bringen kann. Beachtenswert ist indes, dass die Rückenmarkszellen selbständig die zugeleiteten Reize zu zweckmässiger Muskelthätigkeit verwerten können, in physiologischer Hinsicht also nicht verschieden sind von den Zellen des Grosshirns, in denen psychophysische Prozesse vor sich gehen.

b) Ausgebreitete ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe:

Nach Reizung eines sensiblen Bezirkes treten unzweckmässige Kontraktionen grösserer Muskelgruppen, ja der ganzen Körpermuskulatur auf.

Beispiel: Zahnkrämpfe der Kinder, Krämpfe bei Strychninvergiftung. Bei Erwachsenen treten Reflexkrämpfe nur selten auf, und zwar nach sehr starker sensibler Reizung (bei intensiven Neuralgien).

Da Reizung einzelner sensibler Fasern Reflexkrämpfe der ganzen Körpermuskulatur hervorrufen kann, so muss eine leitende Verbindung sämtlicher sensibler Fasern mit sämtlichen motorischen vorhanden sein. Die Verbindungen sind in der Norm aber nicht alle in gleicher Weise erregbar, so dass die Erregung nur auf einzelnen Bahnen sich ausbreitet und so die geordneten Reflexe entstehen.

Reflexzeit

ist die Zeit vom Eintritt des Reizes in das Rückenmark bis zum Austritt auf der motorischen Bahn. Man bestimmt sie, indem man die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der Kontraktion misst und davon subtrahiert die Zeit, die auf die Reizleitung in den peripheren Nerven und das Latenzstadium des Muskels entfällt. Sie wird zu 0,008—0,015 Sek. angegeben.

Einflüsse auf die Reflexe.

Die Reflexerregung ist abhängig von

α) der Stärke des Reizes: Zum Auslösen der Reflexe ist eine gewisse Reizstärke erforderlich. Sehr starke Reize können anderseits die Reflexe hemmen. Die Reflexzeit ist innerhalb gewisser Grenzen um so kürzer, je stärker der sensible Reiz ist.

β) der Reizzahl und -folge. Ein einzelner starker Induktionsstrom vermag Reflexe weniger leicht auszulösen, als mehrere aufeinander folgende schwache.

γ) dem Ort der Einwirkung der Reize. Durch Reizung der Hautsinnesapparate lassen sich die Reflexe leichter auslösen als durch direkte Reizung der Nervenstämme.

Die Reflexerregbarkeit ist:

erhöht: bei gewissen Vergiftungen (Strychnin), sowie im Wundstarrkrampf. Sie ist im Kindesalter grösser als bei Erwachsenen;

herabgesetzt: bei gewissen Vergiftungen (Chloroform, Morphium, Alkohol). Bei Kaltblütern ist sie um so niedriger, je niedriger die Temperatur ist.

Hemmung der Reflexe.

1. Durch den Willen kann man manche Reflexe unterdrücken. Es können jedoch reflektorische Bewegungen solcher Muskeln, die nie willkürlich bewegt werden können, auch nicht willkürlich unterdrückt werden (z. B. Gebärakt der Uterusmuskulatur, Pupillenverengerung).

2. Es gibt besondere Reflexhemmungsmechanismen, die unabhängig vom Willen thätig sind.

Man vermutet, dass die Zentren solcher Mechanismen beim Menschen in den Gehirnganglien liegen und dass von ihnen Fasern zum Rückenmarkgrau gehen, die in noch unbekannter Weise auf die Zellen so wirken, dass die Reflexe gehemmt werden. Sind diese Fasern funktionsunfähig, z. B. bei querer Durchtrennung des Rückenmarks, so sind unterhalb der verletzten Stelle die Reflexe gesteigert.

Beim Frosch sind Reflexhemmungszentren im Mittelhirn (Lobi optici) nachgewiesen, deren Reizung die Reflexe unterdrückt.

3. Der nach Reizung eines sensiblen Nerven gewöhnlich eintretende Reflex kann zuweilen auch gehemmt werden durch gleichzeitige Reizung anderer sensibler Nerven.

Besondere Reflexzentren im Rückenmark.

Besondere Zentren für bestimmte Bewegungsmechanismen, die reflektorisch in Thätigkeit versetzt werden, befinden sich im Rückenmark an folgenden Stellen:

1. im Halsmark Zentren für den Pupillarreflex und zwar:

a) ein Pupillenverengerungszentrum im obersten Teil des Halsmarks;

b) ein Pupillenerweiterungszentrum im unteren Teil des Halsmarks.

Der von den Zentren vermittelte Pupillarreflex dient zur Regulation des Lichteinfalls in das Auge. Näheres darüber siehe S. 229.

2. im Lendenteil:

a) Zentrum für die Harnentleerung.

Das Zentrum für den Sphincter vesicae ist tonisch erregt; bei der Harnentleerung wird der Tonus des Sphincter herabgesetzt und das Zentrum des Detrusors erregt. Dieser Vorgang kommt reflektorisch zu stande, indem durch die Füllung der Blase die sensiblen Blasennerven und dadurch reflektorisch der Detrusor erregt, der Sphinctertonus gehemmt wird.

b) Zentrum für die Kotentleerung.

Der Tonus des Zentrums für die Sphincteren des Anus wird

reflektorisch durch Reizung zentripetaler Nerven im Mastdarm bei Anfüllung desselben gehemmt und es werden peristaltische Bewegungen des Mastdarms ausgelöst, die im Verein mit der Bauchpresse den Kot austreiben.

c) Zentren für die Erektion, Ejakulation und den Geburtsakt (siehe: 3. Teil).

Kapitel XVIII. Gehirn.

§ 1. Leitungsbahnen.

Die physiologische Bedeutung aller Einzelheiten, die die anatomische Forschung betreffs des Faserverlaufes im Gehirn ergeben hat, ist nicht bekannt. Es kann daher genügen, nur die Hauptleitungsbahnen zu beschreiben.

I. Verfolg der Leitungsbahnen aus dem Rückenmark in das Gehirn.

A. Die motorischen Bahnen.

Der Pyramidenseitenstrang tritt beim Uebergang in das verlängerte Mark in der sogenannten Pyramidenkreuzung, das Vorderhorn seiner Seite durchbrechend, in den Vorderstrang der anderen Seite, dort lagert er sich dem hier befindlichen Pyramidenvorderstrang an und von nun an liegen beide zusammen als gemeinsame Pyramidenbahn und lassen sich nach aufwärts verfolgen durch die Brücke, wo sie von Querfasern aus dem Kleinhirn durchquert sind, dann durch die Mitte des Hirnschenkelfusses, den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, den Stabkranz bis zur Grosshirnrinde.

Auf dem Wege vom Grosshirn bis zur Pyramidenkreuzung geben die gemeinsamen Pyramidenbahnen Fasern ab für die Ursprungszellen der motorischen Fasern der Gehirnnerven. Die von beiden Seiten kommenden Pyramidenfasern kreuzen sich jedesmal kurz vor dem Eintritt in die Nervenkerne, zu denen sie hinziehen.

B. Die sensiblen Bahnen.

1. Der Gollsche Strang, im verlängerten Mark auch zarter Strang genannt, endigt zunächst in Zellen des Kerns des zarten Strangs, von da dringen Fasern durch die graue Substanz nach vorne und kreuzen sich über und hinter der Pyramidenkreuzung mit denen der anderen Seite — diese Kreuzung heisst Schleifenkreuzung. Nach der Kreuzung liegen die Fasern dorsal von den

Pyramidensträngen; es legen sich an sie wahrscheinlich die im Rückenmark schon gekreuzten sensiblen Fasern an, die in den Seitensträngen nach oben verlaufen. Die so entstandenen gemeinsamen sensiblen Bahnen, Schleife genannt, lassen sich nun nach oben verfolgen durch die Brücke und die Haube des Hirnschenkels; von da geht ein Teil der Fasern in die Vierhügelganglien, der andere Teil durchsetzt die ventro-lateralen Kerne des Thalamus opticus und zieht durch den hinteren Schenkel der inneren Kapsel, immer hinter den Pyramidenbahnen, durch den Stabkranz zur Grosshirnrinde.

Unterwegs nimmt die Schleife Fasern auf, die von den Zellenanhäufungen kommen, in denen die sensiblen Gehirnnerven nach ihrem Eintritt ins Gehirn endigen; diese Fasern kreuzen sich vor ihrem Eintritt in die Schleife.

In der Verlängerung der grauen Substanz nach oben, die infolge ihrer Verlagerung den Boden des vierten Ventrikels, weiter oben den Aquaeductus Sylvii bildet, liegen die Ursprungskerne der motorischen und sensiblen Gehirnnerven, die den Rückenmarksnerven analog sich verhalten, mit Ausnahme des Opticus und Olfactorius. Der Opticus entspringt aus Ganglienhaufen der vorderen Vierhügel und der lateralen Kniehöcker. Der Olfactorius geht direkt aus dem Grosshirn hervor.

2. Die Kleinhirnseitenstrangbahnen gehen durch die Corpora restiformia zum Kleinhirn, in dessen grauer Substanz sie enden. Ausser der Verbindung des Kleinhirns mit dem Rückenmark gibt es noch Faserzüge, die das Kleinhirn mit dem Grosshirn verbinden, nämlich

a) Fasern, die aus den vorderen und hinteren Teilen der Grosshirnrinde durch den vorderen und hinteren Schenkel der inneren Kapsel und den Hirnschenkelfuss zu Kernen der Brücke und von da nach hinten zum Kleinhirn verlaufen (Brückenarme des Kleinhirns, frontale, sowie temporale und occipitale Grosshirnrinden-Brückenbahnen).

b) Fasern, die vom Grosshirn mit der Schleife durch den Thalamus opticus in den roten Kern der Hirnschenkelhaube, von da auf die andere Seite und durch die Pedunculi cerebelli ad cerebrum ins Kleinhirn ziehen.

C. Die kurzen Bahnen des Rückenmarks, die als Reflexbahnen zu deuten sind und in den Vorderseitenstranggrundbündeln und dem Keilstrang verlaufen, sind als gesonderte Bahnen beim Uebergang ins Gehirn nicht mehr zu verfolgen. Indessen ist es zweifellos, dass es auch im Gehirn zahlreiche derartige Bahnen, welche die Nerven-

kerne verbinden und als Reflexbahnen dienen, geben muss, weil auch im Gehirn sich zahlreiche Reflexe abspielen.

II. Im Grosshirn finden sich noch eine grosse Zahl von Fasern, die die verschiedenen Teile des Grosshirns untereinander verbinden. Es sind das:

1. Fasern im Stabkranz zu den grossen Ganglien an der Basis (Thalamus opticus, Linsenkern, Streifenhügel).

2. Die Associationsfasern, durch welche verschiedene Stellen der Grosshirnrinde, die auf ein und derselben Seite liegen, miteinander verbunden sind.

3. Die Kommissurenfasern, durch welche die rechte und die linke Hälfte der Grosshirnrinde miteinander verbunden werden; sie gehen durch den Balken und die vordere Kommissur.

Die Associations- und Kommissurenfasern sind die Leitungsbahnen für psychophysische Prozesse, die den psychischen Vorgängen (Verarbeitung der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen etc.) zu Grunde liegen.

§ 2. Zentren des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark ist der Teil des Zentralnervensystems, der für die Erhaltung des Lebens von besonderer Bedeutung ist. Es enthält nämlich Zentren zur Regulation gewisser Vorgänge, die die Erhaltung des normalen Stoffwechsels bezwecken (Zentren für die Atmung, den Blutkreislauf und die Bewegungen und Sekretionen im Verdauungskanal). Die hervorragende Bedeutung dieser Zentren für das Leben geht schon daraus hervor, dass Zerstörung des verlängerten Marks sofort den Tod zur Folge hat, während Verletzungen anderer Zentren des Zentralnervensystems nicht direkt lebensgefährlich sind. Die Zentren des verlängerten Marks sind schon in der Lehre vom Stoffwechsel erwähnt worden; auch ihre Eigenschaften wurden dort ausführlich beschrieben, so dass es hier genügt, sie noch einmal kurz im Zusammenhang aufzuzählen.

1. **Das Atemzentrum** (siehe S. 70). Von ihm aus werden diejenigen Muskeln in geordneter Weise in Erregung versetzt, die abwechselnd die Inspiration und Exspiration bewirken (Zwerchfell und Intercostales externi für die Inspiration, Intercostales interni für die Exspiration). Seine Erregungsgrösse ist abhängig von dem Atembedürfnis des Körpers, weil Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute als normale Atemreize wirken. Reflektorisch

wird der Atemrhythmus reguliert durch zentripetale, aus den Lungen zum Zentrum leitende Vagusfasern, von denen die inspiratorisch wirksamen Fasern bei der Exspiration, die exspiratorisch wirksamen bei der Inspiration gereizt werden.

2. **Die Zentren für die Kreislauforgane** (siehe S. 62) und zwar:

a) das Zentrum der herzhemmenden Vagusfasern;

b) das Zentrum der aus dem Halssympathicus und dem ersten Brustganglion zum Herzen führenden Herzbeschleunigungsfasern;

c) das Zentrum für die gefässverengernden Nerven;

d) das Zentrum für die gefässerweiternden Nerven.

Diese Zentren haben die Aufgabe, durch Veränderung der Schlagzahl und Schlagstärke des Herzens, sowie durch Veränderung des Gefässmuskeltonus die Gesamtstärke des Blutstromes und die Blutverteilung im Körper den jeweiligen Bedürfnissen anzupassen.

Die Zentren der Herzhemmungsfasern und der Vasokonstriktoren sind tonisch innerviert. Sie werden erregt durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute. Diese Erregung scheint den Zweck zu haben, bei Erstickungsgefahr das Herz durch geringere Thätigkeit vor zu schneller Erschöpfung zu schützen und die durch die verminderte Herzthätigkeit bedingte Herabsetzung des Blutdrucks zu kompensieren durch Verstärken des Gefässmuskeltonus.

Auch das Herzbeschleunigungszentrum soll tonisch innerviert sein.

Im übrigen vermitteln die Zentren der Kreislauforgane mannigfache Reflexe, was bei ihrer Aufgabe, die Blutverteilung dem jeweiligen Bedürfnisse anzupassen, begreiflich ist.

3. **Zentren für gewisse Bewegungsvorgänge und Sekretionen des Verdauungskanals** (siehe Kap. VII und IX) und zwar:

a) Zentren für Beissen, Saugen, Kauen, Schlucken, Erbrechen, vielleicht auch für die Magen- und Darmbewegungen. Von diesen Zentren werden die des Beissens, Saugens und Kauens willkürlich vom Grosshirn aus in Erregung versetzt; die anderen unterliegen nicht dem Willen. Das Schlucken erfolgt reflektorisch, wenn der Bissen von der Zunge hinter den vorderen Gaumenbogen geschoben ist. Das „Leerschlucken" beruht auf Verschlucken von Speichel und ist ohne Speichel nicht möglich. Das Zentrum für den Brechakt wird nicht nur reflektorisch, sondern auch durch psychische Einflüsse (Anblick ekelerregender Dinge) erregt.

b) Zentren für die Speichelsekretion, vielleicht auch für die Magen-, Darm- und Pankreassekretionen.

Die Erregung dieser Zentren erfolgt unwillkürlich und zwar hauptsächlich reflektorisch (durch Einführen der Speisen in den Verdauungskanal), zuweilen auch durch psychische Einflüsse (Anblick schmackhafter Speisen erregt Speichel- und Magensekretion).

4. **Zentren für die Schweiss- und Thränensekretion** (siehe S. 91 u. 93).

Auch diese Zentren werden nicht willkürlich erregt. Das Schweisszentrum wird direkt erregt durch Temperaturerhöhung (Hitze), sowie durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute (Erstickung). Seine Erregung ist auch abhängig von psychischen Einflüssen (Angstschweiss).

Die Erregung des Thränensekretionszentrums erfolgt reflektorisch (durch Reizung der Konjunktivalnerven, starke Belichtung des Auges) und durch psychische Einflüsse (Weinen).

5. In der Medulla oblongata findet sich eine Stelle, die zur Glykogen- und Zuckerbildung in der Leber (siehe S. 124) in Beziehung steht; ihre Verletzung (Zuckerstich, Piqûre) hat Diabetes mellitus zur Folge.

6. In der Medulla oblongata soll sich noch ein Zentrum befinden, das den Reflexzentren des Rückenmarks übergeordnet ist und diese miteinander verbindet. Das Zentrum soll durch Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung im Blute gereizt werden, wodurch Krämpfe der ganzen Körpermuskulatur, Erstickungskrämpfe entstehen (daher ist das Zentrum auch Krampfzentrum genannt worden).

§ 3. Zentren im Kleinhirn, der Brücke, den Vierhügeln und den Basalganglien[1]) des Grosshirns.

Die hier gelegenen Zentren vermitteln, soweit ihre Funktion bisher erkannt ist, die geordneten Bewegungen der Skelett- und der Augenmuskulatur. Sie lassen sich einteilen in zwei Gruppen:

1. **Zentren für koordinierte und kompensatorische Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts.**

Diese Zentren vermitteln eine Reihe von komplizierten geordneten Bewegungen, die den Zweck haben, bei den verschiedensten Verrichtungen die Bewegungen der Muskeln zu regeln und den

[1]) Die Basalganglien sind der Thalamus opticus, der Streifenhügel und der Linsenkern.

Körper im Gleichgewicht zu erhalten. Wenn z. B. beim Stehen oder Gehen das Gleichgewicht des Körpers gestört ist, so dass er umzufallen droht, so bewirken diese Zentren derartige kompensatorische Bewegungen der Körpermuskulatur, dass dadurch das Gleichgewicht und die normale Haltung wieder hergestellt wird. Bei groben Gleichgewichtsstörungen ist das ohne weiteres zu beobachten, aber auch bei geringeren Abweichungen von der normalen Haltung erfolgen diese kompensatorischen Bewegungen, hier in weniger auffallender Weise und so unbewusst, dass man erst durch die Ausfallerscheinungen bei gewissen Erkrankungen darauf aufmerksam geworden ist. Die zentripetalen Nerven, die den Zentren Aufschluss über die Stellung des Körpers geben, sind:

a) solche sensible Nerven des ganzen Körpers, die in den Muskeln, Sehnen und Gelenken endigen und über die Stellung der einzelnen Glieder zu einander und über den Grad der Muskelspannung Aufschluss geben;

b) der Sehnerv, der durch Vermittelung von Gesichtswahrnehmungen die Zentren über die Lage des Körpers zu den Gegenständen der Aussenwelt orientiert;

c) gewisse Fasern des Acusticus, die in den Bogengängen des inneren Ohres endigen. Die Bogengänge sind ein Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Stellungen und Bewegungen des Kopfes.

An der Ausführung der kompensatorischen Bewegungen ist fast die ganze Körpermuskulatur beteiligt.

Was den Sitz der Zentren anlangt, so sollen die koordinierten Bewegungen der unteren Extremitäten, die vorwiegend beim Stehen und den Ortsbewegungen in Betracht kommen, durch das Kleinhirn vermittelt werden; dagegen sollen durch Zentren in den Vierhügeln vorwiegend die Bewegungen der Arme und der Hände geregelt werden.

Ueber Sitz und Abgrenzung der Zentren im einzelnen ist noch nichts Sicheres auszusagen, was begreiflich ist, wenn man bedenkt, dass diese Zentren eine Verbindung des weitaus grössten Teiles aller sensiblen Nerven mit sämtlichen motorischen darstellen.

Finden infolge von krankhaften Veränderungen und Verletzungen Unterbrechungen in den zu- und ableitenden Bahnen für diese Zentren oder in den Zentren selbst statt, so ist eine Störung der koordinierten Bewegungen des Körpers die Folge. Deshalb werden z. B. bei Rückenmarkschwindsucht, bei der die sensiblen Nerven der unteren Extremitäten gelähmt sind, unzweckmässige Bewegungen beim Gehen ausgeführt. Man nennt das Ataxie. Der Rückenmarkschwindsüchtige kann sich auch nicht mehr aufrecht stehend erhalten, wenn er durch Schluss der Augen sich

die einzige noch übrige Möglichkeit nimmt, um sich über seine Stellung zu orientieren.

Ferner kommt es vor, dass jene Zentren und ihre Bahnen nur einseitig durch krankhafte Prozesse gelähmt oder krankhaft gereizt werden. Die Folge davon ist, dass die Erregungen, die den in Thätigkeit zu versetzenden Muskeln unbewusst zugeleitet werden, auf beiden Seiten ungleich stark sind. Daraus resultieren abnorme Haltungen und Bewegungen des Körpers, die von den normalen Haltungen und Bewegungen abweichen; sie heissen Zwangslagen und Zwangsbewegungen, weil sie unwillkürlich, ja gegen den Willen hervorgebracht werden. Zwangsbewegungen bei Tieren sind z. B. Reitbahnbewegung, Uhrzeigerbewegung und Rollbewegungen. Bei normalen Individuen lassen sich auch Zwangsbewegungen beobachten, wenn sie in „Drehschwindel“ versetzt werden.

2. Zentren für die Augenbewegungen.

Die Zentren für die Augenbewegungen liegen alle in den Augenmuskelkernen in der grauen Substanz am Boden des Aquaeductus Sylvii und des vierten Ventrikels (ausgenommen das Zentrum für den Lidschluss und den Pupillarreflex, siehe unten und S. 201).

a) Die Zentren für die koordinirten Bewegungen beider Augen. Ueber die Funktion der einzelnen Innervationszentren siehe S. 242. Reflexe, die von diesen Zentren vermittelt werden, sind

1. vom Opticus ausgelöste unwillkürliche Augenbewegungen, mit denen man den Blick auf leuchtende Gegenstände richtet oder bewegten Gegenständen mit dem Blicke folgt;

2. Reflexe, die ausgelöst werden von dem Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen (Bogengänge des Ohres, zentripetaler Nerv ist der Acusticus). Hierher gehören die kompensatorischen Augenbewegungen, die unwillkürlich bei Bewegungen des Kopfes ausgeführt werden, um den Blick auf fixierte Gegenstände gerichtet zu halten.

Zwangsbewegungen der Augen, die bei Erkrankungen dieser Zentren und ihrer Bahnen auftreten können, heissen Nystagmus.

b) Zentrum für die gemeinschaftliche Innervation der Akkomodations-, Konvergenz- und Pupillenverengerungsmuskeln. Dieses wird willkürlich erregt bei dem Sehen in die Nähe.

c) Zentrum des Lidschlusses. Dieses wird willkürlich erregt oder reflektorisch. Reflektorische Erregung erfolgt bei Berührung der Cornea oder Conjunctiva (zentripetaler Nerv: erster Ast des Trigeminus) oder durch Opticusreizung (Blinzeln). Der zentrifugale Nerv ist der Facialis, der den Orbicularis palpebrarum innerviert. Das Zentrum sitzt in der Medulla oblongata.

Zentren für die Wärmeregulation. Von einigen Autoren wird angenommen, dass an der Grenze zwischen Medulla oblongata und

Brücke und in den Basalganglien Zentren liegen, die die Wärmeregulation (siehe S. 155) vermitteln sollen; indessen ist der Nachweis solcher Zentren noch nicht mit voller Sicherheit erbracht.

Ueber die Funktion der Zirbeldrüse ist nichts bekannt. Sie wird als ein rudimentäres Auge angesehen.

§ 4. Funktionen der Grosshirnrinde.

In den Zellen der Grosshirnrinde spielen sich die psychophysischen Prozesse ab. Die Grosshirnrinde ist der Sitz der Intelligenz. Menschen, deren Grosshirnrinde durch Krankheit zerstört ist, oder Tiere, denen das Grosshirn exstirpiert ist, sind blödsinnig, sie verhalten sich der Aussenwelt gegenüber teilnahmlos, weichen keiner Gefahr aus, suchen nicht selbständig ihre Nahrung auf, sondern zeigen nur noch jene zweckmässigen Reflexbewegungen, die von den niederen Zentren des Gehirns und Rückenmarks vermittelt werden.

In der Tierreihe ist das Grosshirn um so stärker entwickelt, die Windungen sind um so zahlreicher, je grösser die Intelligenz ist.

Die Frage, ob die verschiedenen psychischen Vorgänge (Empfinden, Denken, Wollen) in verschiedenen Bezirken der Grosshirnrinde lokalisiert sind, oder ob alle Rindenbezirke in gleicher Weise den psychischen Funktionen dienen, wird gegenwärtig von verschiedenen Autoren noch verschieden beantwortet.

An höheren Tieren (besonders Affen und Hunden) hat man die Funktionen der einzelnen Rindenbezirke experimentell festzustellen gesucht in zweierlei Weise: entweder durch Beobachtung der Erscheinungen bei lokalisierter Reizung einzelner Rindenbezirke oder durch Studium der Ausfallerscheinungen nach Exstirpation solcher Bezirke.

Die Methode der lokalisierten elektrischen Reizung hat ergeben, dass auf der Grosshirnrinde der Tiere eine Zahl bestimmter Felder aufzufinden sind, deren Reizung immer Kontraktion je einer bestimmten Muskelgruppe zur Folge hat. Diese Felder, motorische Rindenfelder genannt, liegen im allgemeinen in den Zentralwindungen.

Bemerkenswert ist, dass nach Hirnrindenreizung unter Umständen gleichzeitig mit der Kontraktion einer Muskelgruppe Erschlaffung der zugehörigen Antagonisten eintritt.

Partielle Exstirpationen haben oft Ausfallerscheinungen zur Folge, die freilich meist nicht bleiben, sondern nach einiger Zeit wieder zurückgehen.

Die Ergebnisse der Reiz- und Exstirpationsversuche sind verschieden gedeutet worden: Die Anhänger der Lokalisationstheorie nehmen an, der Reizeffekt sei durch die Reizung der motorischen Zentren für die willkürlichen Bewegungen bedingt; die Gegner der Lokalisationstheorie behaupten, dass bei der Reizung nicht die eigentlichen Zentren erregt worden seien, sondern motorische Fasern, die durch den Reizort verlaufen. Die Ausfallerscheinungen nach Exstirpation und die darauf folgende Restitution der Funktionen beruhen nach Ansicht der Anhänger der Lokalisationstheorie darauf, dass das Zentrum, in dem die betreffende Funktion lokalisiert ist, entfernt wurde, und dass die Funktionen dieses Zentrums später allmählich von anderen Zentren übernommen werden. Die Gegner der Lokalisationstheorie sehen in der Wiederherstellung der Funktionen nach partieller Exstirpation eine Stütze ihrer Ansicht, dass die psychischen Funktionen nicht streng lokalisiert sind; die anfänglichen Ausfallerscheinungen deuten sie als Hemmungserscheinungen, die durch die mit der Verletzung einhergehende Reizung bewirkt sein sollen.

Wenn demnach auch die Anschauungen über die Lokalisation der Funktionen in der Grosshirnrinde der Tiere noch nicht ganz übereinstimmen, so liegen doch viele Beobachtungen vor, die es unzweifelhaft erscheinen lassen, dass eine Lokalisation der psychischen Funktionen im Grosshirn des Menschen bis zu einem gewissen Grade besteht.

Die Lehre von der physiologischen Topographie der Grosshirnrinde des Menschen ist gegründet

1. auf anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über den Verlauf der Fasern, durch die die Grosshirnrindenbezirke untereinander, sowie mit anderen Teilen des Zentralnervensystems verbunden sind;

2. auf klinische Beobachtungen im Verein mit den Ergebnissen der pathologisch-anatomischen Forschung.

Topographie der Grosshirnrinde des Menschen.

Die Grosshirnrindenbezirke des Menschen sind einzuteilen in:

I. **Sinnessphären**, d. s. die Zentren, in denen die bewussten Sinnesempfindungen zu stande kommen. Man kennt vier solcher Bezirke, nämlich:

1. **Die Körperfühlsphäre.** Sie liegt im Gyrus centralis anterior und posterior, den hinteren Teilen der Stirnwindungen, dem Lobus paracentralis und Gyrus fornicatus (vergl. die Fig. 21—24).

Die zentripetalen Stabkranzfasern der Körperfühlsphäre sind die indirekten Fortsetzungen der hinteren Wurzeln (Schleifenfasern und

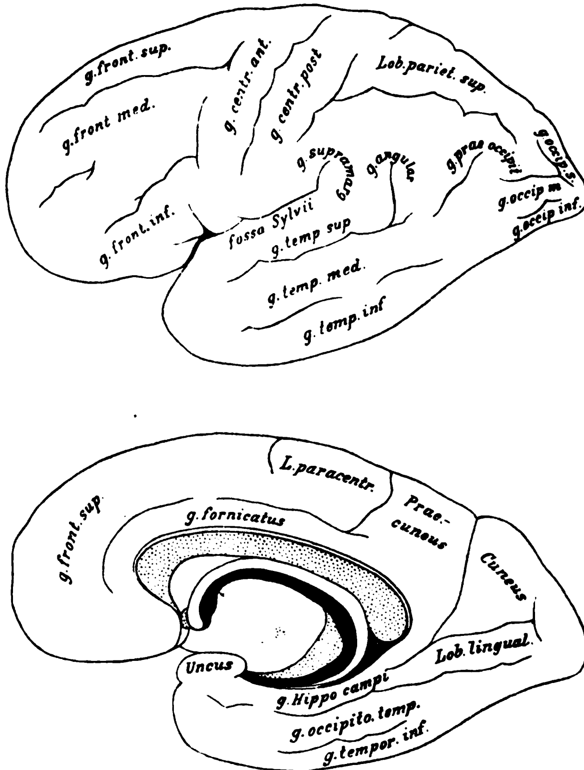


Fig. 21 und 22. Windungen der Grosshirnrinde.

vordere Kleinhirnstiele, die durch die ventrolateralen Kerne des Thalamus opticus und von da in den Stabkranz gehen). In der Körperfühlsphäre kommen die Hautsinnes- und Organempfindungen zu stande.

Die Möglichkeit ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass einige der unbestimmten Organempfindungen in den niederen Zentren des Gehirns zu stande kommen.

2. **Die Hörsphäre** liegt in der Mitte und im hinteren Teile der oberen Schläfenwindung und in beiden Querwindungen des Schläfenlappens.

Die zentripetalen Stabkranzfasern der Hörsphäre sind die in-

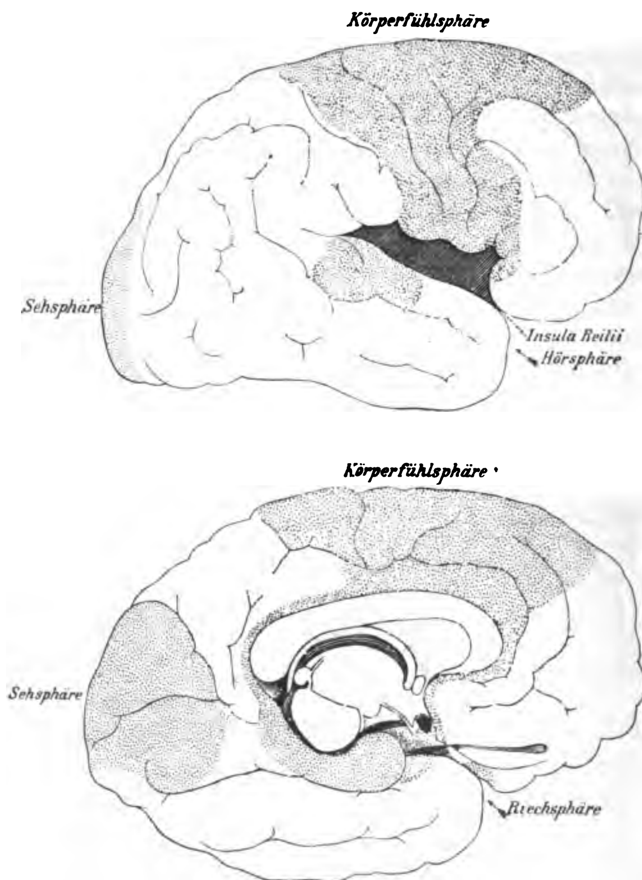


Fig. 23 und 24. Sinnessphären der Grosshirnrinde.
Die Sinnessphären sind punktiert. In Fig. 23 ist, um die Ausdehnung der Hörsphäre zu veranschaulichen, der Schläfenlappen etwas nach unten gezogen, so dass die Insel (dunkel schraffiert) zu sehen ist.

direkten Fortsetzungen des Nervus cochlearis (durch die laterale Schleife und den inneren Kniehöcker zum Stabkranz). Der Nervus vestibularis soll nicht mit der Hörsphäre, sondern mit der Körperfühlsphäre verbunden sein.

3. **Die Sehsphäre** liegt im Cuneus, Lobus lingualis und Occipitalpol. Ihre zentripetalen Stabkranzfasern liegen in der Gratioletschen Strahlung (Fortsetzung des Tractus opticus durch den äusseren Kniehöcker und den vorderen Vierhügel in den Stabkranz).

4. **Die Riechsphäre** liegt in der Basis der Rinde des Stirnlappens, im basalen Teil des Gyrus fornicatus, der Insel, dem Uncus und dem inneren Pol des Schläfenlappens.

Die Lage der Schmecksphäre ist noch nicht bekannt.

II. **Motorische Sphären,** d. s. Zentren, von denen aus die willkürlichen Bewegungen ausgelöst werden. Sie liegen in demselben Bezirke der Rinde, in den auch die Körperfühlsphäre zu verlegen ist. Ihre zentrifugalen Stabkranzfasern sind die Pyramidenbahnen, deren Ursprung in den Zentralwindungen liegt. In den oberen Teilen dieser Windungen entspringen die motorischen Fasern für die unteren Extremitäten, in den mittleren die für die oberen Extremitäten, in den unteren die für den Facialis. In dem hinteren Teil der unteren Stirnwindung, und zwar in der Regel in der linken Grosshirnhemisphäre, liegen die motorischen Zentren für die Muskeln, die an der Stimm- und Sprachbildung beteiligt sind (motorisches Sprachzentrum).

Auch in anderen Sinnessphären sollen noch motorische Zentren liegen, jedoch sind die Angaben hierüber unsicher.

III. Die Bezirke der Grosshirnrinde, welche nicht zu den sensiblen oder motorischen Sphären gehören, sollen nach einer neueren Lehre **Associationszentren** sein, d. h. Zentren, die der Association der Sinnesempfindungen zu Vorstellungen dienen. Diese Lehre wird jedoch von vielen angefochten.

Anatomisch sollen sich die Associationszentren von den anderen Zentren durch folgendes unterscheiden: Erstere sollen hauptsächlich durch Associations- und Kommissurenfasern untereinander und mit den Sinnessphären verknüpft sein, aber verhältnismässig wenige Stabkranzfasern, die die Verbindung mit niederen Gehirnteilen herstellen, enthalten. Zu den sensiblen und motorischen Sphären soll dagegen der grösste Teil der Stabkranzfasern führen. Auch sollen die einzelnen Sinnessphären durch Associationsfasern nicht untereinander, sondern nur mit Associationszentren verknüpft sein.

Ueber die Natur der den psychischen Vorgängen zu Grunde liegenden psycho-physischen Prozesse ist noch nichts bekannt. Die Erforschung dieser Prozesse hat bisher nur einige Daten über den zeitlichen Verlauf derselben geliefert.

Reaktionszeit ist die Zeit, die vergeht vom Beginn der Ein-

wirkung eines Sinnesreizes bis zu einer möglichst schnell darauf folgenden beabsichtigten Muskelbewegung (z. B. einer Fingerbewegung, deren Beginn zeitlich registriert wird).

Die Angaben über die Grösse der Reaktionszeit lauten:

für optischen Reiz	0,15—0,22	Sek.
„ akustischen „	0,12—0,18	„
„ Tastreiz	0,09—0,19	„
„ Geschmackreiz	0,16—0,22	„

Die Reaktionszeit ist bei Reizung von solchen sensiblen Bezirken, die grosse Uebung haben, z. B. Netzhautmitte, Fingerkuppe, kleiner als bei Reizung ungeübter Bezirke (Netzhautperipherie, Haut des Arms). Sie hängt ferner ab von dem Grade der Aufmerksamkeit und der Einübung, sowie von der psychischen Stimmung. Darauf beruhen wohl auch individuelle Verschiedenheiten.

Wenn, wie in der Astronomie, eine sehr genaue Zeitregistrierung vorgenommen werden soll dadurch, dass die registrierende Person den Durchtritt eines Sternes durch das Fadenkreuz des Fernrohrs markiert, so muss der Einfluss der Reaktionszeit berücksichtigt werden. Die individuellen Verschiedenheiten der Reaktionszeit bringen die Astronomen als „persönliche Gleichung“ in Rechnung.

Je komplizierter die psychischen Prozesse sind, die zwischen Reizeinwirkung und Reaktion erfolgen, d. h. je grösser die zur Reaktion nötigen Ueberlegungen sind, desto grösser ist die Zeit vom Beginn der Sinnesreizung bis zur Reaktion.

Die Erörterung der psychischen Erscheinungen selbst (Empfinden, Denken, Wollen, Aufmerksamkeit, Gedächtnis u. s. f.) ist Aufgabe der Psychologie.

Die Unterbrechung der psychischen Funktionen durch den **Schlaf** ist zurückzuführen auf Ruhe der Nervenzellen der Grosshirnrinde. Wie diese Ruhe zu stande kommt, ist noch nicht erklärt. Die Annahme, dass der Nachlass der Thätigkeit der Zellen auf Ermüdung oder auf Blutleere der Hirngefässe beruhe, erklärt nicht alle Erscheinungen des Schlafes. Der Schlaf hängt auch ab von Sinneserregungen. Man kann einen Menschen in Schlaf versetzen, wenn man die Sinnesreize möglichst vom Körper fern hält. Gewohnte Sinneseindrücke stören nicht im Schlafe, wohl aber ungewohnte; ja unter Umständen wirkt sogar das Aufhören gewohnter Sinneserregungen störend. (Der Müller wird wach, wenn die Mühle still steht!)

Im Schlafe fallen nur die Grosshirnfunktionen aus; andere Zentren des Zentralnervensystems (Reflex- und Koordinationszentren) können thätig bleiben. Die Lider sind im Schlafe geschlossen, die Augen nach innen und oben gedreht, die Pupillen verengt, die Atmung verlangsamt. Der Stoffwechsel ist im Schlafe geringer als im wachen Zustande.

Träume beruhen auf unvollständigem Schlafe. Abnorme Arten von partiellem Schlafe sind der Somnambulismus und der Hypnotismus.

Anhang: **Chemische Zusammensetzung und Stoffwechsel der nervösen Zentralorgane.**

Die weisse Substanz des Zentralnervensystems enthält 31% Trockensubstanz, darunter Eiweiss und Collagen 8%, Lecithin 3%; Cholesterin und Fette 15%, Protagon 3%; ausserdem noch einige in Aether unlösliche stickstoff- und phosphorhaltige Substanzen (Nucleïn, Neurokeratin, Jecorin) 1,5%, Salze 0,2%.

Die graue Substanz enthält 18% Trockensubstanz, darunter Eiweiss und Collagen 10%, Lecithin 3%, Cholesterin und Fette 3,5%, Cerebrin und in Aether unlösliche Substanzen 1%, Salze 0,5%.

Ueber die Stoffwechselvorgänge im Rückenmark und Gehirn ist nichts bekannt. Die Stoffwechselgrösse wird nicht nachweisbar durch geistige Arbeit verändert. Die reiche Blutzufuhr zum Gehirn und die Thatsache, dass Hemmung der Blutzufuhr in wenigen Minuten die Nervenzellen lähmt, weist aber darauf hin, dass die Stoffwechselvorgänge sehr lebhaft sind.

Die Cerebrospinalflüssigkeit, die das Zentralnervensystem umspült und seine Höhlen ausfüllt, ist eine Flüssigkeit von 1,005 spez. Gewicht. Sie enthält 1—1,5% Trockensubstanz, darunter nur Spuren oder gar kein Eiweiss. Dagegen findet man in ihr einen Kupferoxyd reduzierenden Stoff, der Brenzkatechin zu sein scheint.

Kapitel XIX. Periphere Nerven, Sympathicus.

§ 1. Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven verlassen das Rückenmark durch die vorderen und hinteren Wurzeln.

Die vorderen Wurzeln sind motorisch, die hinteren überwiegend sensibel (Bellscher Lehrsatz), indes enthalten die hinteren auch einige motorische Nerven für die Muskulatur der Baucheingeweide.

Die zu einem Muskel ziehenden Nervenfasern liegen nicht schon in einer motorischen Wurzel zusammen, sondern ein Muskel erhält aus verschiedenen vorderen Wurzeln motorische Fasern, die sich in den Nervengeflechten (Plexus) der peripheren Nerven zusammenfinden, und erst von da gemeinsam in einem Nervenstamm verlaufen.

In den vorderen Wurzeln liegen Fasern zusammen, deren gleichzeitige Reizung Bewegungen ganzer Muskelgruppen zu stande bringt, die gewissen geordneten Bewegungen, die im Leben öfter vorkommen, gleichen. Bei Reizung der 1. Dorsalwurzel hat man z. B. beim Affen eine Bewegung des Armes, ähnlich der beim Pflücken einer Frucht gemachten, beobachtet, bei Reizung der 7. Cervikalwurzel Bewegung des Armes, ähnlich einem Klimm-

zug, bei Reizung der 6. Cervikalwurzel wurde die Hand zum Munde geführt. Vielleicht liegen die Ursprungszellen dieser Nerven im Rückenmark zusammen in besonderen Zellenhaufen, die als Koordinationszentren angesehen werden können. Von diesen Zentren aus verlaufen die Nervenfasern zunächst eine Strecke weit bis zu den Plexus noch zusammen.

Die Funktion der einzelnen Rückenmarksnerven ergibt sich im übrigen aus ihren anatomischen Verbindungen.

§ 2. Gehirnnerven.

I. Der **Olfactorius** ist der Riechnerv. Der Bulbus olfactorius ist das subkortikale Zentrum des Nerven; in ihm sind Zellen in die Bahnen eingeschaltet.

II. Der **Opticus** ist der Sehnerv. Die Sehnervenfasern treten im Tractus opticus aus dem Gehirn aus, ihre nächsten Ursprungskerne liegen im vorderen Vierhügel und im lateralen Kniehöcker; diese Teile sind in Verbindung einerseits durch Stabkranzfasern mit der Grosshirnrinde, anderseits mit den weiter hinten gelegenen Kernen des Gehirns, besonders den Kernen der Augenmuskelnerven. Die Tractus optici gehen in das Chiasma über, wo die Fasern sich teilweise kreuzen; danach verlaufen sie als Nervi optici in das Auge. Durch die partielle Kreuzung im Chiasma ist es bedingt, dass die innere Hälfte jeder Netzhaut von Fasern innerviert wird, die von der entgegengesetzten Seite des Gehirns kommen, die äussere von Fasern aus derselben Seite.

III. Der **Oculomotorius**, IV. **Trochlearis** und VI. **Abducens** sind die motorischen Nerven für die äussere und innere Augenmuskulatur (ausgenommen Dilatator pupillae) und den Levator palpebrae superioris. Der Trochlearis innerviert den Obliquus superior, der Abducens den Rectus externus, der Oculomotorius alle übrigen Augenmuskeln.

V. Der **Trigeminus** enthält:

1. sensible Fasern für den ganzen Kopf mit Ausnahme des Rachens und Ohres, die vom Glossopharyngeus und Ramus auricularis vagi versorgt werden;

2. motorische für die Kaumuskeln (Temporalis, Pterygoideus internus, externus, Masseter) sowie für den Tensor palati mollis, Mylohyoideus, vorderen Bauch des Digastricus und Tensor tympani;

3. sekretorische für die Thränendrüsen.

Der Nervus lingualis trigemini enthält noch sekretorische Fasern (für die Unterkiefer- und Zungenspeicheldrüse), ferner vasodilatatorische und Geschmacksfasern, die aber ursprünglich mit dem Facialis und Glossopharyngeus aus dem Gehirn austreten und durch die Chorda tympani zum Lingualis gelangen. Ausserdem enthält der Trigeminus vasomotorische Nerven und sekretorische für die Schweissdrüsen des Gesichts, die aber aus dem Sympathicus stammen.

VII. Der **Facialis** enthält motorische Fasern für die ganze Gesichtsmuskulatur, für den Stylohyoideus, den hinteren Bauch des Digastricus und für den Musculus stapedius, ferner Fasern, die durch den Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum, von da zum Musculus levator palati mollis und Azygos uvulae gehen.

Ferner enthält der Facialis sekretorische und vasodilatatorische Fasern, die in der Chorda tympani zum Lingualis und mit diesem zu den Speicheldrüsen gehen.

VIII. Der **Acusticus** enthält im Nervus cochlearis die Gehörnervenfasern, ausserdem im Nervus vestibularis Fasern, die von den Bogengängen des inneren Ohrs, dem Organ für den Gleichgewichtssinn, zum Gehirn ziehen, und die reflektorisch die koordinierten Bewegungen des Körpers zur Erhaltung des Gleichgewichtes beeinflussen.

IX. Der **Glossopharyngeus** enthält:

1. sensible Fasern für den hinteren Teil der Zunge, sowie für Gaumenbögen, Tonsillen, Rachen, Kehldeckel;

2. motorische für den Musculus stylopharyngeus und Constrictor pharyngis medius;

3. die Geschmacksnerven, von denen die für den hinteren Teil der Zunge direkt dorthin gelangen, während die für den vorderen Teil der Zunge vom Ganglion petrosum des Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus zum Ganglion geniculi des Facialis, von da durch die Chorda tympani zum Lingualis gehen. Geschmacksfasern sollen ferner auch vom Glossopharyngeus durch den Plexus tympanicus und die Jacobsonsche Anastomose zum Nervus petrosus superficialis minor, Ganglium oticum und Lingualis gehen;

4. sekretorische Fasern, die durch den Nervus Jacobsonii und den Nervus petrosus superficialis minor zur Parotis gehen.

X. **Vagus** und XI. **Accessorius** bilden zusammen einen gemischten Nerven, dessen zentrifugale Fasern aus dem Accessorius, dessen zentripetale aus dem Vagus stammen.

Der äussere Ast des Accessorius enthält motorische Fasern für

den Musculus sternocleidomastoideus und Cucullaris. Der gemeinschaftliche Vago-Accessorius sendet Fasern:

1. Zum Zirkulationsapparat:

a) herzhemmende;

b) sensible und reflektorisch wirksame (depressorische) zum Herzen.

2. Zum Respirationsapparat:

a) motorische für die Kehlkopfmuskulatur (im Laryngeus superior für den Cricothyreoideus, im Recurrens für die übrigen Muskeln) und für die Bronchialmuskeln;

b) sensible für Kehlkopf (Laryngeus sup.), Trachea und Lungen.

3. Zu den Baucheingeweiden:

a) motorische für die Oesophagus- und Magenbewegung und Darmperistaltik;

b) sensible für den Schlund und Magen;

c) sekretorische für den Magen, vielleicht auch für die Darmdrüsen und für die Bauchspeicheldrüse.

Ausserdem soll der Vagus Fasern enthalten, die zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehen.

XII. Der **Hypoglossus** ist der motorische Nerv für die Zungenmuskulatur.

§ 3. **Sympathicus.**

Der Sympathicus steht mit dem Zentralnervensystem in Verbindung durch die Rami viscerales oder communicantes, die von den Stämmen der Rückenmarksnerven zu den Sympathicusganglien ziehen. Der Sympathicus enthält die vasomotorischen Fasern für den ganzen Körper. Diese gehen entweder direkt zu den Gefässen oder gesellen sich vielfach erst zu den peripheren Nerven und verlaufen mit ihnen gemeinsam. Aehnlich wie die Gefässnerven verlaufen im Sympathicus sekretorische Nerven für die Schweissdrüsen.

Ausserdem enthält der Sympathicus:

1. Im Halsteil:

a) Fasern für die Pupillenerweiterung;

b) sekretorische Fasern für Speichel- und Thränendrüsen;

c) herzbeschleunigende Nerven.

2. Im Brustteil:

a) Herzbeschleunigungsnerven (aus dem ersten Brustganglion);

b) die Nervi splanchnici, welche sensible Nerven für den Darm und Hemmungsnerven für die Peristaltik enthalten.

Die sämtlichen motorischen Fasern, die der Sympathicus enthält, können nicht willkürlich erregt werden. Die Sympathicusfasern sind marklos.

Kapitel XX. Allgemeines über die Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane sind Apparate, in denen periphere sensible Nerven endigen und die durch innere oder äussere auf sie wirkende Einflüsse erregt werden. Die sensiblen Nerven nehmen dann die Erregungen auf und leiten sie den nervösen Zentralorganen zu.

Adäquater Reiz des Sinnesorgans heisst der Reiz, der das Organ gewöhnlich erregt und zu dessen Aufnahme das Organ speziell gebaut ist.

Der adäquate Reiz für das Auge sind z. B. gewisse Aetherschwingungen, für das Ohr gewisse Luftschwingungen.

Die Erregung der Sinnesorgane bewirkt in den Zellen der Grosshirnrinde, denen sie zugeleitet wird, das Zustandekommen einer **Empfindung.**

Die Empfindungen können wir hinsichtlich ihrer **Qualität** und **Intensität** voneinander unterscheiden.

Als qualitativ verschieden unterscheiden wir z. B. die verschiedenen Farbenempfindungen, Tonempfindungen, Geruchsempfindungen u. s. f., als intensiv verschieden z. B. bei der Lichtempfindung hell und dunkel, bei der Schallempfindung laut und leise.

Gesetz der spezifischen Energie der Sinnesnerven: Die Qualität der Empfindung ist für jeden einzelnen Sinnesnerven eine bestimmte, unabhängig von der Art des Reizes.

So bewirkt z. B. Erregung des Opticus immer Lichtempfindung, einerlei, ob sie durch den adäquaten Reiz oder durch andere Reize (z. B. mechanische, elektrische) hervorgebracht wird.

Wodurch die spezifische Energie der einzelnen Sinnesgebiete bedingt ist, ist uns vollständig unbekannt. Verschiedenheiten im Bau oder in den physiologischen Erregungsvorgängen der nervösen Elemente (Fasern und Zellen), auf denen die Verschiedenheiten der spezifischen Energien der Sinnesgebiete beruhen könnten, kennen wir nicht.

Zu beachten ist, dass dem adäquaten Reiz nicht objektiv die Qualität der Empfindung anhaftet, die er hervorruft. Die Aetherschwingungen z. B., die aufs Auge wirken, haben an sich nichts mit dem Begriff Licht zu thun. Der Begriff Licht existiert nur vom Standpunkte der subjektiven inneren Anschauung.

Die Intensität der Empfindung ist unter sonst gleichen Bedingungen abhängig von der Intensität des Reizes.

Reizschwelle heisst der eben merkliche Reiz, **Unterschiedsschwelle** heisst der eben merkliche Unterschied der Intensität zweier Reize oder auch der eben merkliche Reizzuwachs.

Die Grösse der Unterschiedsschwelle variiert mit der absoluten Grösse der Reizintensität. Der eben merkliche Reizzuwachs ist proportional der absoluten Reizgrösse: Webers Gesetz.

Nach Fechners psycho-physischem Gesetz stehen die Empfindungsgrössen zu den Reizgrössen in gleichem Abhängigkeitsverhältnis wie die Logarithmen zu ihren Numeris. Die Gültigkeit des Fechnerschen Gesetzes wird allerdings von vielen Autoren bestritten.

Auch gegen die Allgemeingültigkeit des Weberschen Gesetzes sind Einwendungen gemacht worden.

Ausser der Intensität und Qualität kann man bei den Empfindungen noch unterscheiden die Dauer und beim Gesichts- und Hautsinn auch den Ort und die räumliche Ausdehnung der Empfindung.

Kapitel XXI. **Gesichtssinn.**

Der adäquate Reiz für das Auge sind gewisse Aetherschwingungen, Licht genannt, weil sie Lichtempfindung hervorrufen.

Damit ein Gegenstand deutlich gesehen wird, müssen von ihm Lichtstrahlen ausgehen, die durch die Lichtbrechung im Auge zu einem umgekehrten reellen Bilde des Gegenstandes genau auf der Netzhaut vereinigt werden. Die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut sind die lichtempfindlichen Elemente; sie bilden ein Mosaik von Nervenelementen, von denen jedes einzelne durch auffallende Lichtpunkte isoliert erregt werden kann. Verschiedene Objektpunkte können daher durch Erregung verschiedener Netzhautstellen verschiedene, voneinander unterscheidbare Lichtempfindungen hervorrufen und deshalb getrennt voneinander gesehen werden.

§ 1. Dioptrik (Lichtbrechung) des Auges.

Physikalische Vorbemerkungen.

1. Geht ein Strahl (S_1 Fig. 25) aus einem Medium M_1 in ein anderes M_2 von anderer Dichte über, so wird er an der Trennungsfläche der Medien (im Durchschnitt bei f) gebrochen, d. h. er erhält eine andere Richtung (S_2). Der Winkel α, den S_1 mit einem Lot l auf der Fläche f bildet, heisst Einfallswinkel, der Winkel β, den S_2 mit l bildet, heisst Brechungswinkel. Der Sinus des Einfallswinkels dividiert durch den Sinus des Brechungswinkels ist für zwei bestimmte Medien eine Konstante, die **Brechungsindex** genannt wird. Man pflegt den Brechungsindex eines Mediums anzugeben für den Fall, dass das Licht aus Luft in das betreffende Medium übergeht.

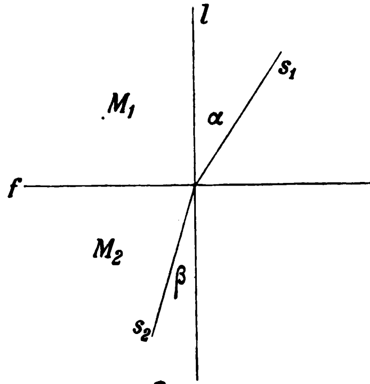


Fig. 25.

2. **Homozentrische** Strahlen, d. h. Strahlen, die von einem leuchtenden Objektpunkte kommen, werden, wenn sie **auf** eine **sphärische Trennungsfläche** zwischen zwei Medien fallen, so gebrochen, dass sie nach der Brechung entweder sich in einem Punkte, dem reellen Bildpunkte, schneiden oder nach rückwärts verlängert in einem virtuellen Bildpunkte zusammentreffen. Dies gilt allerdings streng genommen nur für einen Teil des Strahlenbündels, nämlich für die Strahlen, die annähernd senkrecht auf die Fläche fallen.

3. Bei Brechung an einer sphärischen Trennungsfläche gilt für den Abstand des Objektpunktes und des Bildpunktes von der Fläche die Formel:

$$\frac{n_1}{a_1} + \frac{n_2}{a_2} = \frac{n_2 - n_1}{r},$$

worin n_1 der Brechungsindex des ersten, n_2 der des zweiten Mediums, r der Radius der sphärischen Fläche, a_1 der Objektabstand, a_2 der Bildabstand ist. In der Formel ist r positiv zu setzen, wenn die Konvexität, negativ, wenn die Konkavität der Krümmung nach der Seite des Strahleneinfalls sieht; a_1 ist positiv, wenn die Strahlen divergent einfallen, d. h. von einem reellen Objektpunkte kommen, negativ, wenn sie konvergent einfallen, d. h. zu einem virtuellen Objektpunkte gehen. a_2 wird positiv für einen reellen, negativ für einen virtuellen Bildpunkt. In Fig. 26, in der O der Objektpunkt, B der Bildpunkt, C der Kugelmittelpunkt ist, sind alle Werte positiv. Mit der Formel lässt sich die Lage eines Bildes bei gegebener Lage des Objekts berechnen. Die Formel lehrt überdies, dass ein Objekt, das in den Bildpunkt B gesetzt wird, sein Bild in dem vorherigen Objektpunkt O hat. Zwei Punkte, von denen der eine als Bildpunkt zum anderen als Objektpunkt zugehört, heissen **konjugierte Punkte**.

Die Richtung, in welcher der zu einem bestimmten Objektpunkt gehörige Bildpunkt liegt, erhält man, wenn man vom Objektpunkt durch den Kugelmittelpunkt C eine Gerade zieht. Diese Gerade heisst Hauptstrahl

oder **Richtungsstrahl**, der Kugelmittelpunkt heisst daher der Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen oder **Knotenpunkt.** Den durch den Scheitel der brechenden Fläche gezogenen Richtungsstrahl nennen wir die **optische Achse.**

4. Strahlen, die parallel der optischen Achse sind, können als von einem unendlich weit entfernten, in der Achse liegenden Objektpunkte kommend angesehen werden; sie vereinigen sich nach der Brechung in einem Punkt der optischen Achse, den wir **zweiten Brennpunkt** nennen;

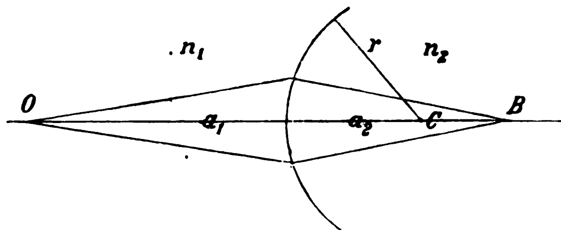


Fig. 26.

der Abstand dieses Punktes von der Fläche heisst zweite Brennweite. Strahlen, die nach der Brechung der optischen Achse parallel laufen, gehen vor der Brechung durch den **ersten Brennpunkt**, dessen Abstand von der Fläche erste Brennweite heisst. Da in der Formel für diese Fälle a_1 oder a_2 gleich ∞ sind, so ergibt sich für die Brennweiten, die mit f_2 und f_1 bezeichnet werden sollen:

$$f_2 = \frac{n_2 \cdot r}{(n_2 - n_1)}; \quad f_1 = \frac{n_1 \cdot r}{(n_2 - n_1)}.$$

Die Ebenen, die in den Brennpunkten auf der optischen Achse senkrecht stehen, heissen Brennebenen.

5. Konstruktion des Bildes von einem gegebenen Objekt: Es sei m m

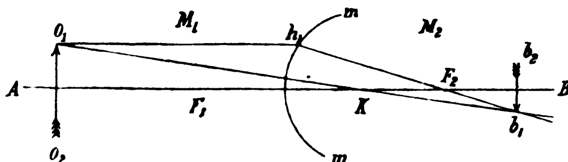


Fig. 27.

(Fig. 27) eine sphärische Fläche mit dem Mittelpunkt K, die die Medien M_1 und M_2 trennt. AB ist die optische Achse des Systems, F_2 der zweite Brennpunkt, F_1 der erste Brennpunkt. Um das Bild des Objektpunktes O_1 zu finden, wird ein Richtungsstrahl $O_1 K$ gezogen, ferner eine der optischen Achse parallele Linie, die die Fläche in h_1 schneidet; von h_1 wird eine Gerade durch F_2 gezogen; wo sie die Verlängerung von $O_1 K$ schneidet, ist der gesuchte Bildpunkt b_1. Analog wird der Bildpunkt b_2 für den Objektpunkt O_2 gefunden. Das erhaltene Bild ist in diesem Falle reell und umgekehrt.

6. Aus der Fig. 27 ergibt sich ohne weiteres, dass die Objektgrösse zur Bildgrösse sich verhält wie der Abstand des Objekts vom Knotenpunkt K zu dem Abstande des Bildes von K.

7. Ein optisches System kann auch aus mehreren sphärischen Trennungsflächen zwischen verschieden brechenden Medien bestehen. Liegen die Mittelpunkte der Flächen alle auf einer geraden Linie, so heisst das System **zentriert**; die Gerade, auf der die Mittelpunkte liegen, ist die optische Achse. Die brechende Wirkung eines derartigen Systems lässt sich beurteilen, wenn man die Wirkung der einzelnen Flächen nacheinander nach den oben gegebenen Formeln berechnet.

8. Als **Sammelsystem** bezeichnet man ein System, das die einfallenden Strahlen konvergenter macht. (Parallele Strahlen werden konvergent, konvergente stärker konvergent, divergente je nach dem Grade der Divergenz weniger divergent oder parallel oder konvergent.)

I. Das dioptrische System des normalen ruhenden Auges.

Das dioptrische System des Auges ist ein Sammelsystem von drei annähernd zentrierten sphärischen Trennungsflächen zwischen vier Medien. Die Medien sind: Luft, Kammerwasser, Linse, Glaskörper. Die Trennungsflächen sind: Vordere Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche. Die optische Achse wird Augenachse genannt (siehe Fig. 28 f_1 f_2).

Die hintere Hornhautfläche bleibt unberücksichtigt, weil sie parallel der vorderen liegt, und das Brechungsvermögen der Hornhaut gleich dem des Kammerwassers angesehen werden darf.

Der Brechungsindex des Kammerwassers und Glaskörpers beträgt 1,338, der der Linse 1,455.

Der Radius der Hornhautfläche beträgt 8 mm, der vorderen Linsenfläche 10 mm, der hinteren Linsenfläche 6 mm.

Der Abstand des Hornhautscheitels vom vorderen Linsenscheitel beträgt 3,6 mm, die Linsendicke 3,6 mm. Die Netzhaut liegt 15 mm hinter der hinteren Linsenfläche.

Aus diesen Grössen lässt sich die dioptrische Wirkung des Systems berechnen.

Die Brechungsindices sind nur an Leichenaugen, die Radien und Abstände der Flächen auch beim lebenden Menschen bestimmbar.

Die Linse hat einen zwiebelartig geschichteten Bau; die einzelnen Schichten haben verschiedenen Brechungsindex, der Brechungsindex nimmt nach der Mitte zu. Infolge der Schichtung ist der wirkliche Gesamtbrechungsindex etwas grösser als der Brechungsindex der mittelsten Schicht.

Die Radien werden berechnet aus der Grösse der Spiegelbilder, die von bekannten Objekten durch Spiegelung an den Flächen entstehen. Zur genauen Messung der Grösse der Spiegelbilder dient ein von Helmholtz erfundener Apparat, das Ophthalmometer.

Durch Rechnung lässt sich zeigen, dass der dioptrische Effekt des Auges auch erreicht würde durch ein einfacheres System, in

dem die Linse fehlte und ersetzt wäre durch Glaskörper, und indem der durch das Fehlen der Linse bedingte Ausfall an Brechkraft ersetzt wäre durch stärkere Krümmung und andere Lage der einzigen noch bleibenden brechenden Fläche, d. i. der Hornhautfläche. Das System wäre so reduziert auf eine sphärische Trennungsfläche zwischen zwei Medien (weil Kammerwasser und Glaskörper gleichen Brechungsindex haben). Der Radius dieser Fläche beträgt 5,017 mm, die Entfernung ihres Mittelpunktes (des Knotenpunktes) vom Hornhautscheitel des wirklichen (nicht reduzierten) Auges 7,16 mm. Das vereinfachte System heisst **reduziertes Auge;**

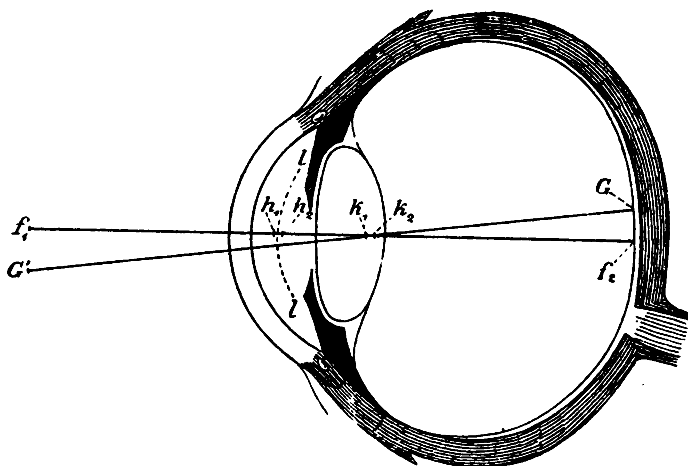


Fig. 28. Kardinalpunkte des Auges (siehe Text). G G': Gesichtslinie.

mit seiner Hilfe lässt sich der Gang der Strahlen im Auge in der vorhin (Fig. 27) angegebenen Weise konstruieren. In Fig. 28 ist ll die Lage der Trennungsfläche des reduzierten Auges.

Streng genommen ergibt die Rechnung, dass für das System des Auges zwei Knotenpunkte (K_1 und K_2, Fig. 28, 6,96 und 7,37 mm hinter dem Hornhautscheitel) anzunehmen sind, die aber einander so nahe liegen, dass man sie als einen Knotenpunkt ansehen darf. Die beiden Knotenpunkte sind durch folgende Eigenschaft charakterisiert: Ein Strahl, der vor der Brechung in der Richtung auf den ersten Knotenpunkt geht, geht nach der Brechung parallel seiner früheren Richtung durch den zweiten Knotenpunkt. Entsprechend den beiden Knotenpunkten ergibt die Berechnung ferner auch zwei sphärische Flächen. Die Schnittpunkte der optischen Achse mit diesen Flächen nennt man Hauptpunkte (h_1 und h_2, Fig. 28). Der erste Hauptpunkt liegt 1,94 mm, der zweite 2,36 mm hinter dem Hornhautscheitel. Hauptebenen heissen die auf der optischen Achse senkrecht

in den Hauptpunkten stehenden Ebenen. Die Hauptebenen sind als konjugierte Ebenen aufzufassen mit der Besonderheit, dass von einem Objekt, das vor der Brechung in der ersten Hauptebene stehend gedacht ist, nach der Brechung ein dem Objekt gleich gerichtetes und gleich grosses Bild in der zweiten Ebene entstehen würde.

Der zweite Brennpunkt des Auges liegt 22,23 mm hinter, der erste 12,92 mm vor dem Hornhautscheitel (f_2 u. f_1 Fig. 28). Die zweite Brennebene fällt genau in die Netzhaut. Bilder von unendlich weit entfernten Objektpunkten, deren Strahlen parallel auf die Hornhaut auffallen, entstehen also auf der Netzhaut. Das normale ruhende Auge kann daher unendlich weit entfernte Objekte deutlich sehen.

Die Knoten-, Haupt- und Brennpunkte des Auges werden auch zusammen die Kardinalpunkte genannt.

II. Die Akkommodation.

Nahe Objektpunkte haben ihr Bild hinter der Netzhaut des ruhenden Auges; von ihnen entsteht auf der Netzhaut kein Bildpunkt, sondern ein beleuchteter Kreis, ein Zerstreuungskreis, weil die Strahlen sich hier noch nicht vereinigt haben. Da Zerstreuungskreise benachbarter Objektpunkte sich teilweise überdecken, so ist das Bild naher Objekte auf der Netzhaut nicht scharf. Daher kann das ruhende Auge nahe Objekte nicht deutlich sehen.

Um auch von nahen Objekten scharfe Bilder auf der Netzhaut zu erhalten, verstärkt das Auge seine Brechkraft durch stärkere Krümmung der Linsenflächen. Dieser Vorgang heisst **Akkommodation.**

Im Zustande stärkster Akkommodation beträgt der Radius der vorderen Linsenfläche 6 mm, der der hinteren 5,5 mm; der vordere Linsenscheitel ist etwas nach vorn gerückt, der hintere an seiner Stelle geblieben. Für diesen Zustand ist auch ein reduziertes Auge zu berechnen; der Radius der sphärischen Trennungsfläche desselben beträgt 4,53 mm, ihr Mittelpunkt liegt 6,79 mm hinter dem Hornhautscheitel. In diesem Zustande entstehen auf der Netzhaut scharfe Bilder von Objekten, die in 120 mm Entfernung vor dem Hornhautscheitel stehen.

Purkinje-Sansonsche Spiegelbilder: Die Aenderung der Linsenkrümmung äussert sich in der Veränderung der Grösse und Lage der Bilder, die von den Flächen gespiegelt werden. Von einem Kerzenlicht, das man zur Seite eines Auges aufstellt, sieht man, wenn man von der anderen Seite her in das Auge blickt, drei Spiegelbilder (Fig. 29 F): 1. das Hornhautbild, aufrecht, hell; 2. das

vordere Linsenbild neben und etwas hinter dem ersten aufrecht, grösser und lichtschwächer als das erste; 3. das kleine und umgekehrte hintere Linsenbild. Beim Sehen in die Nähe werden 2 und 3 kleiner, und 2 rückt näher an 1 (Fig. 29 N), was durch die stärkere Krümmung der Linsenflächen bewirkt wird.



Fig. 29.

Scheiners Versuch. Man blicke mit einem Auge durch zwei dicht nebeneinander stehende Löcher in einem Karton in der Richtung nach einem nahen leuchtenden Punkt. Blickt man an dem Punkt vorbei in die Ferne, so sieht man den leuchtenden Punkt doppelt, fixiert man aber den leuchtenden Punkt, so sieht man ihn einfach. Von den Strahlen des Punktes gehen zwei dünne Strahlenbündel durch die Löcher ins Auge,

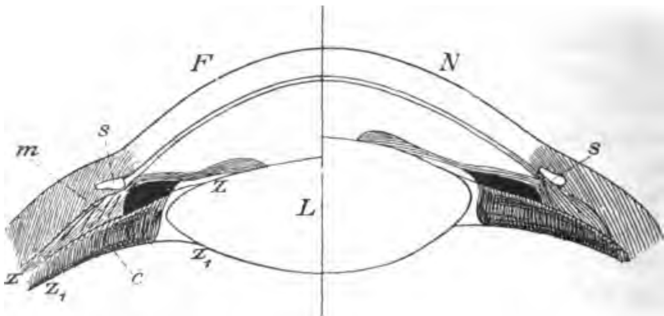


Fig. 30. Gestaltveränderung der Linse bei der Akkommodation nach Helmholtz. F: Ferne. N: Nähe. m: Musc. ciliaris. ZZ, $Z_1 Z_1$: Zonula Zinnii. c: Ciliarfortsatz. L: Linse.

die sich beim akkommodierten Auge zu einem Bildpunkt in der Netzhaut vereinigen, beim nicht akkommodierten Auge aber zwei verschiedene Netzhautstellen beleuchten, weil sie sich erst hinter der Netzhaut zu einem Bildpunkt vereinigen würden.

Mechanismus der Akkommodation. (Vgl. Fig. 30.) Die Linse L liegt eingeschlossen zwischen den beiden Blättern der Linsenkapsel. Die Blätter der Kapsel gehen am Linsenrande über in die Zonula Zinnii ZZ und $Z_1 Z_1$, eine faltige Membran, deren Peripherie ver-

wachsen ist mit der Aderhaut an der Stelle, wo die Aderhaut in das Corpus ciliare c übergeht. Der intraokulare Druck, der durch Transsudation von Gewebsflüssigkeit aus den Blutgefässen ins Augeninnere entsteht, bewirkt, dass die Augenhäute gespannt und daher auch der Umkreis, in dem die Zonula an der Aderhaut inseriert, gedehnt wird. Dadurch werden die Zonula und mit ihr die Linsenkapselblätter gespannt, die Linse in der Richtung von vorne nach hinten zusammengedrückt und abgeflacht. Das ist der Zustand der Linse im ruhenden Auge (Fig. 30 F).

Die Fasern des Akkommodationsmuskels m (Musculus tensor chorioideae oder ciliaris) gehen im Ciliarkörper von der Insertionsstelle der Zonula zu der Stelle, wo die Aderhaut mit der Grenze zwischen Hornhaut und Sclera verwachsen ist. Durch Kontraktion des Muskels wird der Umkreis, in dem die Zonula inseriert, etwas nach vorne und innen (zur Augenachse hin) gezogen und so verkleinert; dadurch werden Zonula und Linsenkapsel entspannt, die Linse dehnt sich infolge ihrer Elastizität in der Richtung von vorne nach hinten aus, ihre Krümmung wird stärker (Fig. 30 N).

Der Akkommodationsmuskel enthält glatte Muskelfasern. Der Nervus oculomotorius liefert die motorischen Fasern für den Akkommodationsmuskel, die in das Ganglion ciliare eintreten und von da durch die Nervi ciliares breves zum Auge gelangen.

Die Akkommodationsmuskeln werden beiderseits immer gleichzeitig und gleich stark innerviert. Gleichzeitig mit ihnen werden immer innerviert der Musculus rectus internus und der Sphincter iridis beiderseits, so dass die Akkommodation von Konvergenz der Augenachsen und Pupillenverengerung begleitet ist.

Mass der Akkommodation. Der Punkt, den das ruhende Auge deutlich sieht, heisst Fernpunkt; der Punkt, den das möglichst stark akkommodierte Auge deutlich sieht, heisst Nahepunkt. Die **Akkommodationskraft** wird gemessen durch die Differenz der reciproken Werte des Nahepunkts und des Fernpunkts; sie beträgt also beim normalen Auge, wo der Nahepunkt 0,12 m vor dem Auge liegt:

$$\frac{1}{0{,}12} - \frac{1}{\infty}, \text{ d. i. } \frac{1}{0{,}12} \text{ oder } 8{,}3 \text{ Dioptrien.}$$

Diese Zahl gibt an, wie gross die Brechkraft einer Sammellinse sein muss, die vor das ruhende Auge gesetzt denselben dioptrischen Effekt erzielen würde, wie möglichst starke Akkommodation. Die Brechkraft (Dioptrie) wird angegeben durch den reciproken Wert der Brennweite der Linse. Einheit der Brechkraft ist die

einer Linse von 1 m Brennweite. Die Akkommodationskraft ist also gleich der Brechkraft einer Sammellinse von 0,12 m Brennweite.

Die Akkommodationskraft nimmt im Alter ab, weil die Linse starr wird (Presbyopie).

Refraktionsanomalien (Kurzsichtigkeit oder Myopie, Weitsichtigkeit oder Hypermetropie) beruhen auf abnormer Lage der Netzhaut. Bei **Myopie** liegt die Netzhaut weiter hinten als normal, parallele Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit sie sich auf der Netzhaut vereinigen, muss die Brechkraft des Auges vermindert werden durch eine vorgesetzte Zerstreuungslinse. Bei **Hypermetropie** liegt die Netzhaut weiter vorn, als normal; parallele Strahlen vereinigen sich hinter der Netzhaut; damit sie sich bei ruhendem Auge auf der Netzhaut vereinigen, muss die Brechkraft des Auges vergrössert werden durch eine vorgesetzte Sammellinse. **Emmetrop** wird das normale Auge genannt, bei dem der zweite Brennpunkt in der Netzhaut liegt.

Periskopie des Auges ist seine Fähigkeit, weit seitlich von der Augenachse gelegene Punkte noch deutlich zu sehen. Die bisher erörterten Gesetze gelten nämlich nur für Strahlenbündel, die nahezu parallel der optischen Achse und annähernd senkrecht durch die brechenden Flächen gehen. Strahlen von weit seitlich gelegenen Objektpunkten sammeln sich nicht genau in einem Bildpunkt, sondern sind nur an zwei Stellen hintereinander konzentriert auf zwei kleine Linien, von denen die hintere als Analogon eines Bildpunktes betrachtet werden kann. Diese uneigentlichen Bildpunkte von seitlich gelegenen, unendlich weit entfernten Objektpunkten liegen alle auf einer krummen Fläche, die annähernd mit der gekrümmten Netzhautfläche zusammenfällt. Das gilt aber nur für das nicht reduzierte Auge. Beim reduzierten Auge fällt die krumme Fläche nicht mit der Netzhaut zusammen.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates.

1. **Sphärische Aberration.** Die auf eine sphärische Trennungsfläche schräg auffallenden Randstrahlen eines Strahlenbündels werden stärker gebrochen als die zentralen, so dass die Strahlen sich nicht genau in einem Punkte vereinigen. Beim Auge kommt die sphärische Aberration kaum in Betracht, weil die Hornhautfläche nicht genau sphärisch ist, sondern in der Mitte stärker gekrümmt als am Rand, und weil die Iris die Randstrahlen abblendet.

2. **Chromatische Aberration.** Die verschiedenen Spektralfarben werden verschieden stark gebrochen, violett stärker als rot, daher vereinigen sich die violetten Strahlen früher zum Bilde als die roten. Beim Sehen stört dies gewöhnlich nicht, kann aber beobachtet werden, wenn man gerade die Hälfte der Pupille eines Auges durch einen Schirm bedeckt und nun mit dem Auge ein helles Objekt ansieht; man bemerkt dann am Rande des Objekts wegen der chromatischen Aberration farbige Streifen.

3. **Astigmatismus.** Die Krümmung der Trennungsflächen kann in verschiedenen Meridianen verschieden stark sein, so dass die in einem Meridian einfallenden Strahlen eines Strahlenbündels anders gebrochen werden und sich daher an anderer Stelle vereinigen, als die in einem anderen Meridian einfallenden. Steht der Meridian mit der stärksten Krümmung senkrecht zu dem Meridian mit der schwächsten Krümmung, so bildet der Querschnitt eines Bündels parallel einfallender Strahlen nach der Brechung

an zwei Stellen Brennlinien, von denen die erste in der Richtung des Meridians der schwächsten Krümmung, die andere in der Richtung des Meridians der stärksten Krümmung steht. In geringem Masse ist das normale Auge astigmatisch; meist ist hier im senkrechten Meridian die Krümmung am stärksten. Infolge des Astigmatismus sieht man von einer Anzahl schwarzer Linien, die auf weissem Papier so gezogen sind, dass sie sich alle in einem Punkte schneiden, nur immer eine scharf, die anderen, besonders die auf der scharf gesehenen senkrechte, weniger scharf. Hochgradiger Astigmatismus bedingt Sehstörungen, die vermieden werden durch Vorsetzen eines Glases mit zylindrischer Krümmung vor das Auge.

4. **Entoptische Erscheinungen.** Trübungen der brechenden Medien, die nicht nur in kranken, sondern auch in gesunden Augen vorkommen (Zellen und Fasern des Glaskörpergewebes, Auflagerungen von Staub oder Schleimflocken auf der Hornhaut), verhindern den Durchtritt des Lichtes und werfen Schatten auf die Netzhaut, die man als Trübungen im hellen Gesichtsfelde sieht. Man kann sie besonders gut sehen, wenn man in den ersten Brennpunkt eine Lichtquelle stellt, deren Lichtstrahlen parallel durch den Glaskörper gehen. Bei Bewegungen der Augen bewegt sich der scheinbare Ort der Trübungen mit: Mouches volantes. Hierher gehört auch der Schatten, den die Aderfigur wirft (siehe S. 232). Auch der Kapillarstrom der Netzhaut ist unter Umständen entoptisch zu sehen in Form bewegter Punkte.

III. Die dioptrische Bedeutung der Iris.

Die Iris hat zwei Muskeln mit glatten Muskelfasern:

1. Sphincter pupillae, einen Ringmuskel, dessen Kontraktion die Pupille verengt. Er ist innerviert von Oculomotoriusfasern, die durch das Ganglion ciliare und die kurzen Ciliarnerven in das Auge gehen.

2. Dilatator pupillae, radiär gestellte Fasern, deren Kontraktion die Pupille erweitert. Er ist innerviert von Sympathicusfasern, die auch das Ganglion ciliare durchsetzen.

Beide Muskeln sind tonisch innerviert. Durchschneiden des Oculomotorius bewirkt Erweiterung, Durchschneiden des Sympathicus Verengerung der Pupille.

Die **Iris**, die wegen ihres Pigmentgehaltes undurchsichtig ist, dient:

1. Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, wodurch die sphärische Aberration beschränkt wird (siehe S. 228).

2. Zur Regulation des Lichteinfalls ins Auge. Die Pupille wird um so enger, je mehr Licht ins Auge fällt. Die Veränderung der Pupillenweite erfolgt reflektorisch auf die Veränderung der einfallenden Lichtmenge hin. Der zentripetale Nerv für diesen Reflex ist der Nervus opticus. Durch die reflektorische Pupillenverengerung wird zu starke Belichtung der Netzhaut verhindert, weil um so weniger Licht ins Auge gelangen kann, je enger die Pupille ist.

Beide Pupillen sind in der Norm gleich weit; die Veränderung der Pupillenweite erfolgt beiderseits, selbst wenn der Lichteinfall nur in ein Auge geändert wird: konsensueller Pupillarreflex. Die Zentren für diesen Reflex liegen im Halsmark (siehe S. 201).

Pupillenverengerung erfolgt ferner gleichzeitig mit Akkommodation und Konvergenzbewegung beider Augen. Das Zentrum für diese Vorgänge liegt in der Vierhügelgegend (siehe S. 208).

Auf die Pupille wirken ferner:
1. verengernd: Schlaf, Gifte (Physostigmin);
2. erweiternd: Reizung mancher sensibler Nerven, Muskelanstrengung, Dyspnoë, Gifte (Atropin).

IV. Der Augenspiegel.

Wegen der Undurchsichtigkeit der Chorioidea und Iris kann nicht von der Seite her Licht in das Auge fallen, sondern nur von vorne. Das Auge ist eine Camera obscura. Infolge der Brechung

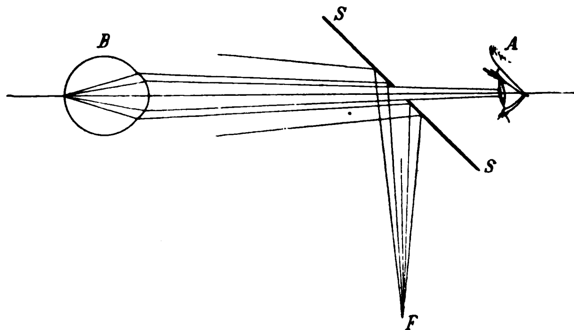


Fig. 31.

im Auge geht das ins Auge gelangende Licht, wenn es von der Netzhaut reflektiert wird, wieder in der Richtung nach der Lichtquelle zurück. Wir sehen deshalb ohne besondere Hilfsmittel den Augenhintergrund unserer Mitmenschen nicht erleuchtet, weil unsere eigenen Augen kein Licht ausstrahlen, das jene Augen erleuchten könnte.

Stellt man aber zwischen zwei Augen A und B (Fig. 31) einen Spiegel S, in dessen Mitte ein Loch ist, so auf, dass er Lichtstrahlen, die von einer seitlich aufgestellten Flamme F kommen, ins Auge B wirft, so wird ein Teil der Strahlen, die vom Augenhintergrund des Auges B reflektiert werden, nach dem Austritt aus B durch das Loch im Spiegel zum Auge A gelangen können. Das

Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B erleuchtet. Sind beide Augen emmetrop und in Ruhe, so treten die von einem Punkte des Auges B reflektierten Strahlen parallel aus, und das Auge A sieht dann den Augenhintergrund von B aufrecht und vergrössert. Gehen die Strahlen aus B konvergent heraus (etwa wenn B akkommodiert hat oder myop ist — der Fall ist in Fig. 31 gezeichnet —), so kann doch die Beobachtung im aufrechten Bilde vorgenommen werden dadurch, dass zwischen A und B eine Zerstreuungslinse aufgestellt wird, die die Strahlen in A parallel oder divergent eintreten lässt. Stellt man zwischen B und S eine Sammellinse von hinreichender Stärke, so vereinigen sich die reflektierten Strahlen an einer Stelle zwischen S und der Linse zu einem umgekehrten reellen Bilde des Augenhintergrundes von B, das vom Auge A beobachtet werden kann: Beobachtung im umgekehrten Bilde.

Beim Albino gelangt durch die pigmentlose durchscheinende Iris und Chorioidea diffuses Licht ins Auge, das den Augenhintergrund erleuchtet erscheinen lässt. Verhindert man den Eintritt des diffusen Lichtes durch ein dicht vors Auge gesetztes Diaphragma, so sieht auch hier der Augenhintergrund schwarz aus.

§ 2. Netzhauterregung, Lichtempfindung.

Die lichtempfindlichen Apparate der Netzhaut sind die **Stäbchen** und **Zapfen.** Von ihnen aus geht die Erregung durch die nervösen Teile der Netzhaut auf die Opticusfasern über und von da ins Gehirn.

Die nervösen Teile der Netzhaut, die in ein bindegewebiges Stützgerüst eingelagert sind, bestehen aus drei hintereinander geschalteten Neuronenschichten (siehe Fig. 32):

1. Die Neuroepithelzellen, d. s. die Stäbchen (s) und Zapfen (z) mit ihren kernhaltigen Teilen (Stäbchen- und Zapfenkörner, s_1 und z_1), die durch Fortsätze verbunden sind mit den äusseren Fortsätzen der

2. Bipolarzellen (b). Die inneren Fortsätze der Bipolarzellen verbinden sich mit den Protoplasmafortsätzen der

3. Ganglienzellen (g), deren Achsenzylinderfortsätze die Opticusfasern sind.

Ausserdem sind in der Netzhaut noch andere Zellformen, sowie auch zentrifugale Nervenfasern gefunden worden, deren physiologische Bedeutung aber noch nicht bekannt ist.

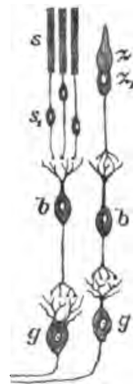


Fig. 32. Schema der Netzhautneurone.

Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen liegen in der (vom Augapfelzentrum aus betrachtet) äussersten Netzhautschicht; um zu ihnen zu gelangen, muss das vom Glaskörper her kommende Licht erst alle anderen Netzhautschichten passieren.

In der Macula lutea enthält die äusserste Netzhautschicht nur

Zapfen, in den übrigen Teilen Stäbchen und Zapfen gemischt. In der Mitte der Macula lutea, d. i. in der Fovea centralis, sind die Zapfen 2—2,5 μ dick, in der Peripherie 6—7 μ. Die Stäbchen sind etwa 2 μ dick.

Aussen von der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt eine Schicht von Pigmentepithelzellen mit feinen Protoplasmafortsätzen, die zwischen die Stäbchen und Zapfen eindringen.

Die Gefässschattenfigur liefert den Beweis, dass die Zapfen und Stäbchen die lichtempfindlichen Elemente der Netzhaut enthalten. Man stelle in einem Dunkelzimmer seitlich von einem Auge (bei a Fig. 33) ein Licht auf (bei geschlossenem anderen Auge). Das Licht beleuchtet die Netzhautstelle b, die man findet, wenn man von a durch den Knotenpunkt k eine Gerade bis zur Netzhaut zieht. Von b gehen reflektierte

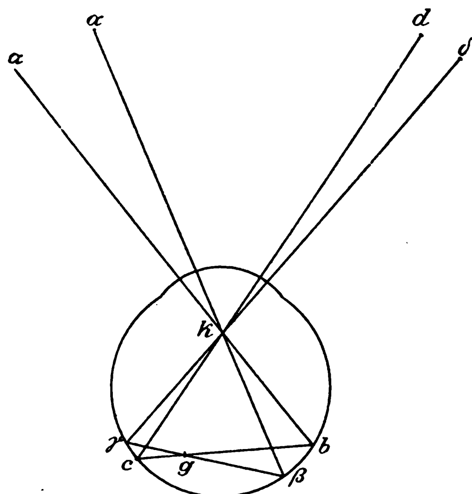


Fig. 33.

Strahlen aus, die noch andere Netzhautteile beleuchten. Die Ursache der dadurch entstandenen Lichtempfindung verlegen wir ausserhalb unseres Auges; wir sehen das Gesichtsfeld daher schwach erleuchtet. Einer der von b reflektierten Strahlen trifft nun auf das Netzhautgefäss g; deshalb bleibt die Netzhautstelle c unbeleuchtet, und wir sehen in der Richtung cd (d. i. in der Richtung von c durch den Knotenpunkt) eine dunkle Stelle im Gesichtsfeld. Der Schatten, der so von den sämtlichen Netzhautgefässen auf die Netzhaut entworfen wird, wird wahrgenommen als schwarze verästelte Linien im Gesichtsfelde. Verschiebt man das Licht von a nach α, so verschiebt sich auch der scheinbare Ort des Gefässschattens von d nach δ, wie die Konstruktion der Figur zeigt. Aus der Grösse beider Verschiebungen lässt sich berechnen, wie weit g von c entfernt ist; es ergibt sich, dass die Entfernung dem Abstand der gefässhaltigen Nervenfaserschicht von der Stäbchen- und Zapfenschicht entspricht.

Die Eintrittsstelle des Nervus opticus ist nicht lichtempfindlich, weil hier die Stäbchen und Zapfen fehlen. Beim Sehen wird der Mangel an

Lichtempfindungen an dieser Stelle ersetzt durch Vorstellungen von Objekten. Wenn man bei geschlossenem linken Auge mit dem rechten das Kreuz a (Fig. 34) fixiert und das Buch etwa 25 cm vom Auge entfernt hält, dann



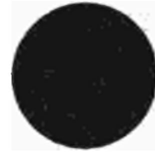


Fig. 34.

wird der schwarze Kreis unsichtbar, weil sein Bild auf den Opticuseintritt fällt.

Man vermutet, dass in den lichtempfindlichen Apparaten eine durch Licht zersetzbare Substanz, die sogenannte Sehsubstanz liegt, deren Zersetzung den Erregungsprozess auslöst.

I. **Objektiv nachweisbare Veränderungen der Netzhaut durch Licht.**

In der Netzhaut sind Veränderungen durch Licht nachgewiesen worden, deren Beziehung zur Erregung der Lichtempfindung freilich noch nicht klargestellt ist.

1. **Sehpurpur** (Rhodopsin) ist ein in den Stäbchenaussengliedern vorkommender roter Farbstoff, der durch Licht entfärbt wird, sich aber im Dunklen wieder herstellt, sogar an ausgeschnittenen Augen (beim Kaninchen in $^1/_2$ Stunde, beim Frosch in 1—2 Stunden). Die Regeneration erfolgt vom Pigmentepithel aus. Der Sehpurpur kann mindestens nicht die alleinige Sehsubstanz sein, denn er fehlt in der Macula lutea des Menschen, also an der Stelle des direkten Sehens (siehe S. 238).

Der Sehpurpur kann durch eine wässrige Lösung von gallensauren Salzen aus der frischen Netzhaut extrahiert werden. Es muss das im Dunkeln oder bei Natriumlicht geschehen, weil auch der extrahierte Sehpurpur durch Tageslicht gebleicht wird, nicht aber durch rotes oder gelbes Licht. Die Zusammensetzung des Sehpurpurs ist nicht bekannt.

2. Bei Fröschen sammelt sich das Pigment der Epithelschicht im Dunklen in den Zellkörpern an, bei Belichtung rückt es längs der Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen.

Das Pigment hat keine direkte Beziehung zum Zustandekommen der Lichtempfindung, denn pigmentfreie Individuen (Albino) können doch sehen.

3. Bei Fröschen und Fischen verkürzen und verdicken sich die Innenglieder der Zapfen nach Belichtung.

4. An belichteten Netzhäuten hat man gewisse elektrische Erscheinungen beobachtet, die in Zusammenhang mit der Erregung stehen, deren Ursache und Bedeutung aber noch unbekannt ist.

II. Lichtempfindung.

A. Intensität der Lichtempfindung.

Die Intensität der Lichtempfindung hängt ab:

1. von der Reizintensität. Die Intensität der Empfindung ist um so grösser, je stärker das einwirkende Licht ist. Die Empfindlichkeit für Reizunterschiede entspricht dem Weberschen Gesetz (siehe S. 220);

2. von der Grösse der beleuchteten Netzhautfläche. Ein kleines helles Objekt kann dunkler aussehen als ein grösseres, weniger helles;

3. von der Dauer der Lichteinwirkung.

a) Anklingen der Lichtempfindung. Vom Beginne der Einwirkung eines Lichtreizes ab vergeht eine merkliche Zeit, etwa 0,16 Sek., bis die Lichtempfindung ihre grösste Intensität erreicht hat. Daher sieht ein helles Licht, das sehr kurze Zeit einwirkt, dunkler aus als ein weniger helles, aber länger einwirkendes.

b) Abklingen der Lichtempfindung, positives Nachbild. Verschwindet ein Lichtreiz plötzlich, so hält die Lichtempfindung danach noch einige Zeit an. Diese Erscheinung wird positives Nachbild genannt. Hierauf beruht die bekannte Erscheinung, dass, wenn man im Dunklen ein Stück glühender Kohle hin und her bewegt, nicht etwa das Stück als leuchtender Punkt immer gerade an dem Ort zu sehen ist, an dem es sich jeweils befindet, sondern dass man einen feurigen Streifen, entsprechend der Bahn des bewegten Kohlestücks wahrnimmt. Es werden hierbei immer neue Netzhautstellen gereizt, bevor die Erregung in den anderen, früher gereizten, vollständig abgeklungen ist.

Die einzelnen Lichtempfindungen, die von einer Reihe schnell aufeinander folgender einzelner Lichtreize herrühren, verschmelzen infolge des An- und Abklingens zu einer gleichmässigen Lichtempfindung. Jeder einzelne Reiz verstärkt, jedes lichtlose Intervall vermindert die Netzhauterregung um einen gewissen Betrag; bei hinreichend schneller Reizfolge sind die Erregungsschwankungen so klein, dass sie nicht mehr bemerkt werden. Die Intensität der Lichtempfindung ist in diesem Falle gerade so gross, als bei dauernder Einwirkung eines entsprechend schwächeren Lichtes: Talbotscher Satz.

c) Ermüdung der Netzhaut. Negatives Nachbild oder Successivkontrast. Bei dauernder Einwirkung eines Lichts nimmt die Intensität der Empfindung infolge Ermüdung der Netzhaut ab.

Eine ermüdete Netzhautstelle ist weniger erregbar als eine unermüdete. Fixiert man ein helles Objekt auf dunklem Grunde einige Zeit und blickt dann auf eine gleichmässig helle Fläche, so sieht man letztere nicht gleichmässig hell, sondern auf ihr eine dunkle Stelle, entsprechend dem vorher fixierten Objekt und der dadurch ermüdeten Netzhautstelle. Diese Erscheinung wird negatives Nachbild oder Successivkontrast genannt.

Auf Ermüdung und Erholung beruht auch die Anpassung der Netzhaut an verschiedene Helligkeiten oder die Adaptation. Tritt man aus einem hellen Raum in einen dunklen, so sieht man zuerst schlecht, weil die Netzhaut ermüdet ist; allmählich tritt durch Erholung der Netzhaut grössere Erregbarkeit und daher besseres Sehen im Dunklen ein. Tritt man aus einem dunklen Raum in einen hellen, so wirkt das Licht zuerst blendend wegen der grossen Erregbarkeit der Netzhaut, die allmählich durch Ermüdung vermindert wird;

4. von der Helligkeit der Umgebung des beobachteten Objekts.

Ein Licht sieht heller aus auf einem dunklen Grunde, als auf einem hellen (simultaner Kontrast). Dieser Kontrast ist am grössten an der Grenze zwischen Hell und Dunkel (Randkontrast); z. B. erscheinen weisse Objekte auf dunklem Grunde von einem sehr dunklen Hofe umgeben.

Irradiation. Helle Gegenstände sehen auf dunklem Grunde grösser aus, als sie sind. Das beruht entweder darauf, dass die Erregung von einer gereizten Netzhautstelle auf benachbarte ausstrahlt, oder darauf, dass infolge mangelhafter Akkommodation das Bild der hellen Gegenstände durch Zerstreuungskreise vergrössert wird.

B. **Qualität der Lichtempfindung.**

Die Netzhaut wird nur erregt durch Strahlen, deren Wellenlänge zwischen 0,69 und 0,39 μ liegt. Diese sichtbaren Strahlen sind im Tageslicht enthalten.

Streng genommen kommen freilich nicht alle sichtbaren Strahlen im Tageslicht vor, es fehlen die den Fraunhoferschen Linien entsprechenden.

Das Tageslicht erregt die Empfindung **weiss.** Ein Weiss von geringer Intensität nennen wir **grau.** Gegenstände, die keine die Netzhaut erregenden Strahlen aussenden, sehen **schwarz** aus.

Die sichtbaren Strahlen sind um so brechbarer, je kleiner ihre

Wellenlänge ist. Wenn man sie durch Brechung mittelst eines Prisma voneinander trennt, bemerkt man, dass sie einzeln verschiedenartige Lichtempfindungen hervorbringen, die man **Farbenempfindungen** nennt.

So wird erzeugt die Empfindung:

Rot:	durch	Strahlen	von	0,69	μ	Wellenlänge
Orange:	"	"	"	0,64	"	"
Gelb:	"	"	"	0,59	"	"
Grün:	"	"	"	0,53	"	"
Blau:	"	"	"	0,46	"	"
Violett:	"	"	"	0,39	"	"

Die Farbenempfindungen entstehen jedoch nur bei mittlerer Intensität der einfachen oder sogenannten homogenen Strahlen. Alle Strahlen, die bei mittlerer Intensität Farbenempfindungen hervorrufen, erscheinen bei sehr grosser und sehr geringer Intensität farblos.

Vermindert man die Intensität der homogenen Strahlen, so ändert sich ihre relative Helligkeit. Das spektrale Rot sieht bei mittlerer Intensität heller, bei sehr geringer dunkler aus als das Blau. Dies ist aber nur mit dunkeladaptiertem Auge zu beobachten.

Mischfarben entstehen durch gleichzeitige Einwirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge auf die Netzhaut. Von den Mischfarben kommt eine, nämlich der durch Mischung von Rot mit Violett zu erhaltende Purpur nicht unter den Spektralfarben vor.

Die Mischfarben sehen weisslicher, d. h. weniger gesättigt aus, als die entsprechenden Spektralfarben. So liefern das spektrale Rot und Gelb gemischt ein Orange, das weisslicher aussieht, als das Orange des Spektrums.

Komplementärfarben heissen zwei Farben, deren Mischung die Empfindung Weiss gibt. Komplementäre Farbenpaare sind z. B. Rot und Grünblau, Orange und Blau, Gelb und Indigoblau, Grüngelb und Violett.

Die **Farbentheorien** führen die vielen verschiedenen Farbenempfindungen auf gleichzeitige, aber verschieden starke Erregung nur weniger Grundempfindungen zurück.

Die **Young-Helmholtzsche Theorie** nimmt drei Grundempfindungen an: Rot, Grün und Blau, die bei Einwirkung eines Lichtes immer gleichzeitig erregt werden, aber von den einzelnen homogenen Strahlen verschieden stark. Durch die verschiedenen Mischungen der Grundempfindungen kommen die verschiedenen Farbenempfindungen hervor. Gleich starke Erregung aller drei Empfindungen bewirkt die Empfindung „Weiss".

Neuerdings wird vermutet, dass nur die Zapfen der Netzhaut den farbenempfindlichen Apparat mit den drei, den Grundempfindungen entsprechenden Nervenfasergattungen darstellen, während die Stäbchen nur die Empfindung eines Weiss von geringer Intensität vermitteln sollen und

zwar durch die Zersetzung des Sehpurpurs. Die Stäbchen allein werden nach dieser Auffassung erregt durch Lichter von sehr geringer Intensität, die deshalb farblos erscheinen, weil sie die Zapfen nicht zu erregen vermögen. Mit den Stäbchen sehen wir daher hauptsächlich im Dunklen, mit den Zapfen im Hellen.

Die **Heringsche Theorie** der Gegenfarben nimmt sechs Grundempfindungen an, die in drei Gruppen zu je zwei Empfindungen eingeteilt werden und zwar:

1. Weiss und Schwarz, 2. Rot und Grün, 3. Blau und Gelb. Für jede Gruppe wird eine Sehsubstanz angenommen, deren Veränderung die Empfindung hervorbringt. Die Veränderung der Substanz kann von zweierlei Art sein: Die eine Art der Veränderung bewirkt die eine Empfindung, die andere, der ersten Art entgegengesetzte, bewirkt die andere Empfindung. Von den beiden einander entgegengesetzten Prozessen soll der eine die Dissimilation, der andere die Assimilation der Sehsubstanz sein.

Die Netzhaut ist nur in ihren zentralen Teilen farbenempfindlich. Nach der Peripherie zu nimmt die Farbenempfindlichkeit ab. Die periphersten Teile sind farbenblind.

Ausser der normalen Farbenblindheit in der Netzhautperipherie kommt auch pathologische Farbenblindheit der ganzen Netzhaut vor.

Die Farbenblindheit kann sein eine

1. totale, bei der jegliche Farbenempfindung fehlt und die Gegenstände nur farblos gesehen werden;
2. partielle Farbenblindheit.

Die partiell Farbenblinden haben bloss zwei Arten von Farbenempfindungen. Es kommen vor:

a) die häufigere Form, die Rot-Grün-Blindheit, bei der nur Blau und Gelb empfunden, Rot und Grün aber farblos gesehen werden;
b) die Blau-Gelb-Blindheit, bei der nur Rot und Grün empfunden, Blau und Gelb farblos gesehen werden.

Die Rot-Grün-Blinden sind übrigens noch in zwei Gruppen einzuteilen, die sich unterscheiden durch typische Verschiedenheiten der fehlenden Farbenempfindungen. Die einen sehen Rot und Grünblau, die anderen Purpurrot und Grün farblos.

Man sucht das Wesen der Farbenblindheit zurückzuführen entweder auf das Fehlen gewisser Grundempfindungen oder auf Veränderungen der Erregbarkeit der farbenempfindlichen Elemente.

Das negative Nachbild einer Farbenempfindung erscheint gefärbt in der entsprechenden Komplementärfarbe. Ein farbiges Licht auf farblosem Grunde ruft einen farbigen simultanen Kontrast hervor; der Grund erscheint dem farbigen Licht komplementär gefärbt.

§ 3. Die Lichtwahrnehmung; das deutliche Sehen.

I. Sehen mit einem Auge.

Ortsinn der Netzhaut. Wir können die Gegenstände der Aussenwelt deutlich und an ihrem Orte sehen, weil wir im stande sind, verschiedene leuchtende Objektpunkte getrennt voneinander zu

unterscheiden. Die Unterscheidung verschiedener Objektpunkte ist ermöglicht durch den mosaikartigen Aufbau der Netzhaut aus Elementen, deren jedes eine gesonderte Empfindung vermittelt, wenn es durch einen auffallenden Lichtpunkt erregt wird. In der Fovea centralis darf jeder Zapfen als ein solches Element angesehen werden, in der Netzhautperipherie bilden dagegen immer mehrere Stäbchen und Zapfen zusammen ein Element.

Aus Erfahrung suchen wir die Lichtquelle, die ein lichtperzipierendes Element erregt hat, auf der von diesem Element aus durch den Knotenpunkt gezogenen Richtungslinie (siehe S. 222 und 224) ausserhalb des Auges. Sehen mit einem Auge orientiert daher über die Richtung, in der ein Objekt liegt.

Zwei verschiedene Objektpunkte werden dann gesondert gesehen, wenn ihre Bildpunkte auf zwei lichtempfindliche Elemente fallen, zwischen denen mindestens ein drittes liegt.

Sehschärfe ist der Grad der Fähigkeit, zwei verschiedene Objektpunkte gesondert zu sehen. Die Sehschärfe ist um so grösser, je kleiner der Durchmesser der lichtempfindlichen Elemente oder je kleiner der „kleinste Gesichtswinkel" ist, bei dem die Objektpunkte noch einzeln erkannt werden. **Gesichtswinkel** ist der Winkel, den die von den Objektpunkten aus gezogenen Richtungsstrahlen miteinander bilden.

Man unterscheidet **direktes** und **indirektes Sehen.** Den direkt gesehenen Objektpunkt nennen wir **fixierten Objektpunkt** oder monokularen Blickpunkt. Indirekt sehen wir undeutlicher als direkt.

Die **Fovea centralis** dient dem direkten Sehen. Sie hat die grösste Sehschärfe; mit ihr können unter günstigen Bedingungen noch Objektpunkte gesondert gesehen werden bei einem Gesichtswinkel von 40 Sekunden, was einem Durchmesser der lichtempfindlichen Elemente von etwa 3 μ (ein wenig mehr als die Zapfendicke in der Fovea) entspricht. Die peripheren Teile der Netzhaut dienen dem indirekten Sehen; sie haben geringere Sehschärfe.

Die Augenärzte nehmen als normal für die Fovea einen kleinsten Gesichtswinkel von 5 Minuten an, was für die von ihnen geübte Sehschärfebestimmung (Lesen von Buchstaben) auch zutrifft.

Die durch die Fovea gezogene Richtungslinie heisst **Gesichtslinie,** Sehachse oder Fixationslinie (siehe Fig. 28 G G'); auf ihr liegt der Objektpunkt, den man beim Sehen fixiert; sie fällt nicht mit

der Augenachse zusammen, sondern ihr vorderes Ende weicht etwas nach innen von der Augenachse ab. Der von beiden gebildete Winkel wird „Winkel α“ genannt, er beträgt etwa 7°.

Gesichtsfeld nennen wir die Fläche, in der sämtliche vom unbewegten Auge gesehenen Objektpunkte zu liegen scheinen; das Gesichtsfeld umfasst also alle Richtungen, in denen das unbewegte Auge Gegenstände sehen kann. Seine Ausdehnung wird angegeben durch die Winkel, welche die von den Gesichtsfeldgrenzen zum Knotenpunkt gezogenen Linien mit der Gesichtslinie bilden. Das Gesichtsfeld hat eine Ausdehnung nach aussen von 70—90°, innen 50—60°, oben 45—55°, unten 65—70°. Zur Bestimmung des Gesichtsfeldes dient das Perimeter.

II. Die Augenbewegungen.

1. Bewegung eines Auges.

a) Allgemeines.

Die äusseren Augenmuskeln drehen den Augapfel um einen Punkt, der 13,557 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Augenachse liegt. Das Auge und sein Lager bilden ein Kugelgelenk (siehe S. 173).

Monokulares Blickfeld heisst das Gebiet, das sämtliche Objektpunkte umfasst, die das bewegte Auge bei festgehaltenem Kopfe fixieren kann.

Primärstellung nennt man die Lage des Auges beim Blick geradeaus in die Ferne und aufrechter Kopfhaltung; die Gesichtslinie liegt in der Primärlage horizontal und parallel der Medianebene des Körpers. Bei einer gegebenen Lage der Gesichtslinie liegt zwar die mechanische Möglichkeit vor, dass das Auge noch beliebig viele Stellungen annehmen kann, indem es sich um die Gesichtslinie als Achse drehen würde. Thatsächlich aber sind beliebige Drehungen um die Gesichtslinie als Achse nicht möglich, weil für jede Lage der Gesichtslinie auch die ganze übrige Stellung des Auges eine bestimmte ist. Dies hat seinen Grund in der eigenartigen koordinierten Innervation der Augenmuskeln. Die Stellung des Auges für irgend eine Lage der Gesichtslinie ist so, als ob es aus der Primärlage in die betreffende Lage gekommen wäre durch Drehung um die Achse, die zur primären und der betreffenden Lage der Gesichtslinie senkrecht steht.

b) Wirkung der einzelnen Muskeln (siehe Fig. 35 u. 36).

Die Lageveränderungen des Auges werden im folgenden angegeben durch: 1. Angabe der Verlagerung des Hornhautscheitels (Hebung, Senkung, Einwärtsbewegung oder Adduktion, Auswärtsbewegung oder Abduktion). 2. Angabe der Abweichung des in Primärlage senkrechten Hornhautmeridians von der Senkrechten (Meridiandrehung oder Raddrehung einwärts, wenn der obere Teil

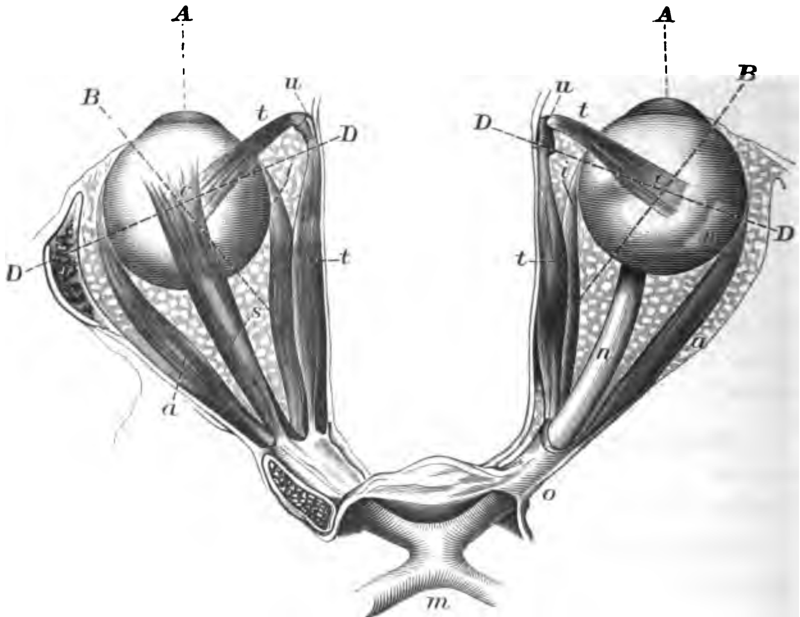


Fig. 35. Augenmuskeln und ihre Drehungsachsen am Augapfel nach Helmholtz. a: Rectus externus. s: Rectus superior. i: Rectus int. t: Obliqu. sup. u: Trochlea. A: Augenachse. DD: Drehachse des Rectus sup. u. inf. B: Drehachse des Obl. sup. u. inf. v: Insertion des Obl. inf.

des Meridians zur Medianebene hingeneigt wird; Meridiandrehung oder Raddrehung auswärts, wenn dieser Teil von der Medianebene weg geneigt ist).

Es bewirken von der Primärlage aus:

Rectus	externus:	Abduktion;				
„	internus:	Adduktion;				
„	superior:	Hebung,	Adduktion	u.	Raddrehung	einwärts;
„	inferior:	Senkung,	„	„	„	auswärts;
Obliquus	inferior:	Hebung,	Abduktion	„	„	„
„	superior:	Senkung,	„	„	„	einwärts.

Die Wirkung dieser Muskeln wird noch näher erläutert durch die Fig. 36.

c) Kombinierte Wirkung der Muskeln eines Auges.

Der Rectus superior und Obliquus inferior werden immer gleichzeitig (von einem nervösen Koordinationszentrum aus) innerviert, ebenso der Rectus inferior und Obliquus superior.

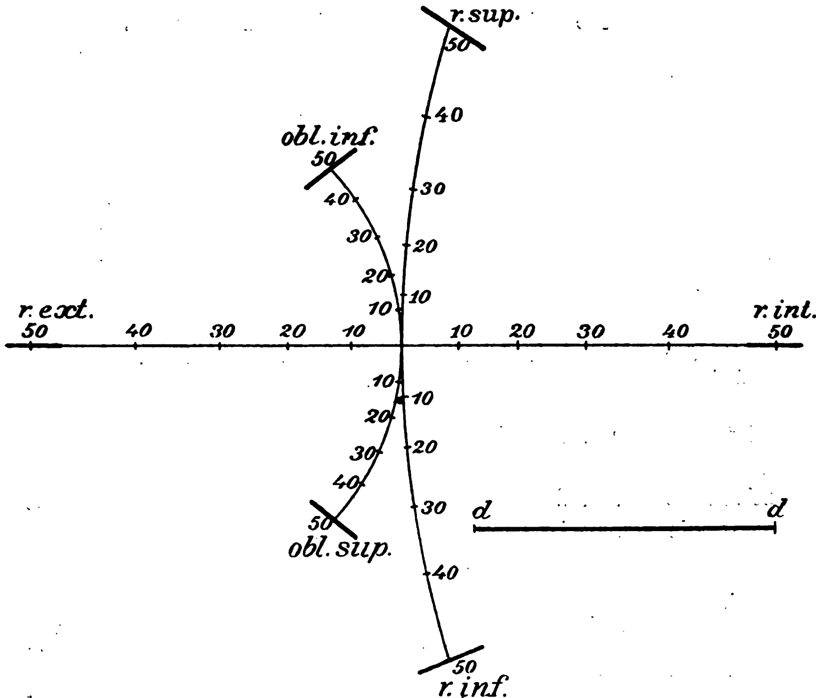


Fig. 36. Wirkung der Augenmuskeln.
Linien, die der Blickpunkt im Blickfeld beschreibt, wenn der Augapfel von den einzelnen Augenmuskeln aus der Primärlage gedreht wird. Die den Blickpunktbewegungen entsprechenden Drehungswinkel sind auf den Linien in Graden angegeben. Die Entfernung der Ebene der Zeichnung vom Drehpunkt des Auges ist gleich der Linie dd. Die Lage, welche der in Primärlage horizontale Meridian annimmt, ist am Ende jeder Linie angegeben.

Die Sekundärstellungen: Abduktion, Adduktion, Hebung, Senkung, jede allein für sich, sind nicht von Raddrehungen begleitet. Bei der einfachen Hebung und Senkung wird die adduzierende und raddrehende Wirkung des einen der beteiligten Muskeln durch die entgegengesetzte Wirkung des anderen aufgehoben.

Alle anderen Bewegungen (Tertiärstellungen) sind mit Raddrehung verknüpft, und zwar erfolgt die Raddrehung nach:

1. auswärts (O. inf.) bei Hebung (R. sup.) und Abduktion (R. ext.),
2. einwärts (R. sup.) bei Hebung (O. inf.) und Adduktion (R. int.),
3. einwärts (O. sup.) bei Senkung (R. inf.) und Abduktion (R. ext.),
4. auswärts (R. inf.) bei Senkung (O. sup.) und Adduktion (R. int.).

2. **Kombinierte Wirkung der Muskeln beider Augen.**

Beide Augen werden immer zusammen bewegt. Es werden gemeinschaftlich, von je einem gemeinschaftlichen Innervationszentrum aus, innerviert:

1. Rect. sup. u. Obl. inf. beiderseits: Hebung beider Augen,
2. Rect. inf. u. Obl. sup. beiderseits: Senkung beider Augen,
3. Rect. ext. rechts u. Rect. int. links: Rechtswendung beider Augen,
4. Rect. int. rechts u. Rect. ext. links: Linkswendung beider Augen,
5. Rectus internus beiderseits: Konvergenz,
6. Rectus externus beiderseits: Divergenz.

Mit der Konvergenz ist Akkommodation und Pupillenverengerung verknüpft.

Binokularer Blickpunkt heisst der von beiden Augen zusammen fixierte Punkt, in dem sich also die beiden Gesichtslinien schneiden. **Binokulares Blickfeld** heisst das Gebiet, das sämtliche Objektpunkte umfasst, die von beiden Augen zusammen bei festgehaltenem Kopfe fixiert werden können.

Die monokularen Blickfelder der beiden Augen decken sich zwar grösstenteils, aber nicht ganz. Das binokulare Blickfeld ist dagegen viel kleiner, als der beiden Augen gemeinschaftliche Teil der monokularen Blickfelder, weil die beiden Gesichtslinien nicht gleichzeitig auf jeden Punkt gerichtet werden können, auf den jede Gesichtslinie für sich gerichtet werden kann.

III. Sehen mit beiden Augen.

1. **Einfachsehen mit beiden Augen.**

Diejenigen Gegenstände der Aussenwelt werden mit beiden Augen einfach gesehen, deren Bilder auf **identische Stellen** beider Netzhäute fallen. Identische Stellen beider Netzhäute sind demnach solche Stellen, deren gleichzeitige Erregung das gesehene Objekt einfach erscheinen lässt.

Ein Paar identischer Netzhautstellen sind die beiden Foveae centrales, ferner je zwei Punkte der beiden Netzhäute, die von den

beiden Foveae centrales gleichweit in gleicher Richtung entfernt sind (siehe auch Fig. 37).

Ein Objektpunkt, dessen Bildpunkte nicht auf identische Netzhautpunkte fallen, wird doppelt gesehen.

Fallen auf identische Netzhautstellen Bilder zweier verschiedener Gegenstände, so werden die beiden Objekte nicht gleichzeitig gesehen, sondern bald das eine, bald das andere, je nachdem die Aufmerksamkeit bald auf das eine, bald auf das andere gerichtet wird. Man nennt das Wettstreit der Sehfelder.

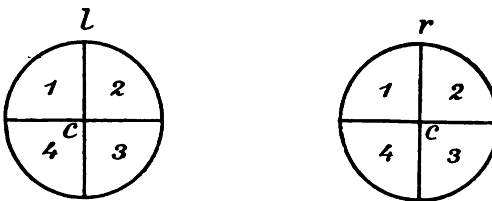


Fig. 37. Identische Netzhautstellen.
Die rechte (r) und linke (l) Netzhaut sind durch eine horizontale und eine senkrechte Linie, die durch die Foveae c hindurch gehen, in die Quadranten 1, 2, 3, 4 geteilt. Legt man die Punkte c und die entsprechenden Linien aufeinander, so decken sich die identischen Netzhautstellen.

Der Inbegriff aller derjenigen Punkte im Raume, die bei einer gegebenen Augenstellung einfach gesehen werden, heisst **Horopter** dieser Augenstellung.

Um den Horopter zu finden, zieht man bei der gegebenen Augenstellung von je einem Paar identischer Punkte durch die Knotenpunkte Richtungslinien; wo zwei von einem Paar identischer Punkte kommende Richtungslinien sich schneiden, liegt ein Punkt, der einfach gesehen wird. Die Gesamtheit der so erhaltenen Punkte bildet den Horopter der betreffenden Augenstellung.

2. **Wahrnehmung der Tiefendimension.**

Das Sehen mit zwei Augen orientiert über zwei verschiedene Richtungen, in der ein fixiertes Objekt liegt. Der Ort des Objekts ist der Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien.

Betrachtet man einen Körper mit beiden Augen, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene Bilder desselben, weil die beiden Augen den Gegenstand von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachten. Es fallen also jetzt nicht auf alle identische Netzhautstellen kongruente Bilder. Folglich kann nur ein Teil der Punkte des beobachteten Körpers einfach erscheinen, die übrigen werden doppelt gesehen. In unserer Vorstellung wird dadurch der Eindruck des Körperlichen erweckt.

Bietet man jedem Auge eine von seinem Standpunkt aus aufgenommene Abbildung ein und desselben Körpers dar, so sehen die Augen zusammen den abgebildeten Gegenstand körperlich. Vorrichtungen, durch die das geschieht, heissen **Stereoskope.**

Das Urteil über die Entfernung und Richtung von Objekten gründet sich hauptsächlich darauf, dass wir den Grad der Anstrengung der äusseren Augenmuskeln und des Akkommodationsmuskels empfinden, die zur Fixierung des Objekts nötig war. Die Beurteilung der Grösse eines Objekts geschieht durch Vergleich desselben mit einem anderen Objekt von bekannter Grösse unter Berücksichtigung der Entfernung.

Fehler in der Beurteilung der Richtung und Entfernung von Objekten heissen optische Täuschungen.

Anhang.

1. Schutzorgane des Auges.

Der Augapfel wird vor schädlichen äusseren Einflüssen geschützt durch das Schliessen der Augenlider, das durch den vom Facialis innervierten Orbicularis palpebrarum geschieht. Der Lidschluss erfolgt willkürlich oder reflektorisch. Der reflektorische Lidschluss tritt ein nach übermässiger Belichtung der Netzhaut (Blinzeln) oder durch Reizung der Cornea und Conjunctiva.

Die freie Oberfläche des Auges wird durch die über sie fliessenden Thränen feucht und rein gehalten. Die Thränen fliessen aus dem Ausführungskanal der Thränendrüsen in den Konjunktivalsack und werden durch Lidschlag und Augenbewegungen in diesem verteilt. Auf diese Weise hält der Lidschlag die Cornea feucht und rein. Aus dem Konjunktivalsack fliessen die Thränen durch den Thränennasenkanal in die Nase.

Die Meibomschen Drüsen der Augenlider sind Talgdrüsen, deren Sekret den Lidrand einfettet. Dadurch wird ein Ueberfliessen der Thränen über die Lider verhindert.

2. Blut- und Lymphzirkulation im Auge.

Das Blut tritt in das Auge:

1. durch die Arteria centralis retinae, die die Netzhaut mit Blut versorgt;
2. durch die Arteriae ciliares, die zur Aderhaut gehen.

Zwischen den Zweigen der Netzhaut- und der Ciliararterien bestehen Kommunikationen, besonders in der Nähe des Opticuseintritts.

Das Blut verlässt das Auge:

1. durch die Vena centralis retinae (aus der Netzhaut);
2. durch die Venae vorticosae (aus der Aderhaut).

Das Kammerwasser ist als Lymphe anzusehen, die in der hinteren Augenkammer von den Ciliarfortsätzen und der Rückseite der Iris abgeschieden wird. Der Abfluss des Kammerwassers erfolgt aus der vorderen Kammer im Winkel zwischen Hornhaut und Iris. Die Lymphe wird hier in ein venöses Gefäss resorbiert, den Canalis Schlemmii (siehe Fig. 30, s). Besondere Lymphbahnen für den Abfluss der Lymphe existieren im Auge nicht.

Der Glaskörper ist ein gallertiges Gewebe, bestehend aus einer alkalischen Flüssigkeit, die in ein Fachwerk feinster Häutchen eingeschlossen ist. Das Fachwerk besteht aus Kollagen; die Flüssigkeit enthält 1,3 %

Trockensubstanz, darunter Spuren von Albumin und Globulin, dann eine Proteïnsubstanz, Mucoid genannt, und schliesslich 0,9 % Salze. Die **Linse** besteht aus Fasern, die als Zellen anzusehen sind; sie enthalten etwa 36 % Trockensubstanz, hauptsächlich einen globulinartigen Eiweissstoff (35 %).

Kapitel XXII. **Das Ohr.**

Das Ohr enthält das Gehörorgan und das Organ für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

§ 1. **Das Gehörorgan.**

Adäquater Reiz des Gehörorgans sind Schwingungen fester, flüssiger oder luftförmiger Körper, Schall genannt, weil sie, aufs Gehörorgan wirkend, Schallempfindung hervorrufen.

Der Schall wird in der Regel von den Schallerregern durch die Luft dem Ohre zugeleitet. Indessen kann die Schallleitung zum Ohre auch durch die Kopfknochen erfolgen, wenn man einen Schallerreger, z. B. eine Stimmgabel, mit den Kopfknochen in Berührung bringt.

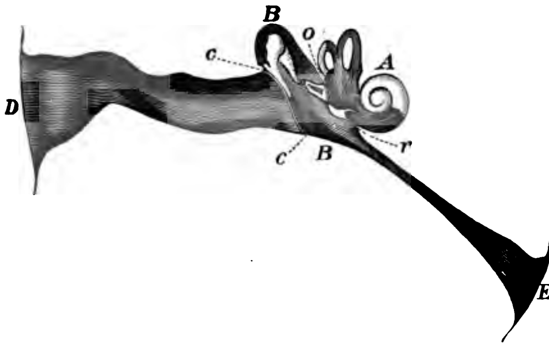


Fig. 38. Schema des Gehörorgans nach Helmholtz.
D: Aeusserer Gehörgang. CC: Trommelfell. BB: Paukenhöhle mit den Gehörknöchelchen. o: Fenestra ovalis. r: Fenestra rotunda. A: Schnecke. E: Tuba Eustachii.

1. **Die Schallleitung im Ohre zu den schallempfindlichen Apparaten** (vergl. Fig. 38).

a) **Die Schallleitung im äusseren Ohr.**

Der äussere Gehörgang (D Fig. 38) dient als Schalltrichter, der die Luftschwingungen durch Reflexion an seinen Wänden sammelt

und ungeschwächt dem Trommelfell CC zuleitet, das ihn nach innen abschliesst. Die Ohrmuschel ist das Rudiment einer Verlängerung dieses Schalltrichters. Durch die zugeleiteten Luftschwingungen wird das Trommelfell in Mitschwingung versetzt.

b) **Die Schallleitung im Mittelohr.**

Das Mittelohr oder die Paukenhöhle (BB Fig. 38) ist ein lufthaltiger Hohlraum im Felsenbein, dessen äussere Wand vom Trommelfell gebildet wird, und dessen innere Wand eine Knochenfläche ist, in der sich zwei durch Membranen verschlossene Löcher, das runde und das ovale Fenster, befinden.

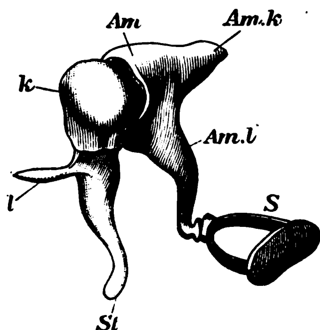


Fig. 39. Gehörknöchelchen. St: Hammerstiel. k: Hammerkopf. l: Langer Fortsatz des Hammers. Am: Amboss. Am.k: kurzer, Am.l: langer Ambossfortsatz. S: Steigbügel.

Das Trommelfell ist mit der Membran des ovalen Fensters verbunden durch die Gehörknöchelchen, welche die Schwingungen des Trommelfells auf die Membran des ovalen Fensters übertragen. Die Gehörknöchelchen sind: Hammer, Amboss, Steigbügel (siehe Fig. 39). Der Hammerstiel St ist mit dem Trommelfell verwachsen, er liegt in dessen oberem senkrechten Radius. Vom Hammerhals gehen nach vorn und hinten zwei Bänder zur Wand der Paukenhöhle, die Achsenbänder, die eine Bewegung des Hammers um eine ungefähr horizontale sagittale Achse gestatten. Der Hammerkopf k ist mit dem Körper des Amboss verbunden durch ein Gelenk, in dem die Knochen allerdings nur wenig gegeneinander beweglich sind; insbesondere wird durch einen Sperrzahn die Bewegung der Knochen gegeneinander gehemmt, wenn der Hammerstiel nach einwärts bewegt wird.

Der Amboss Am hat zwei Fortsätze, einen nach hinten Am.k, der beweglich mit der hinteren Paukenhöhlenwand verbunden ist, und einen nach unten Am.l, dessen Spitze durch ein Sesambein mit dem Steigbügel S verknüpft ist. Die Fussplatte des Steigbügels ist verwachsen mit der Membran des ovalen Fensters (o Fig. 38).

Die Gehörknöchelchen bilden zusammen einen um die Hammerachse drehbaren Winkelhebel, dessen einer Arm der Hammerstiel ist, und dessen anderer Arm von der Achse zur Spitze des unteren Ambossfortsatzes geht und durch den Steigbügel mit der Membran des ovalen Fensters verbunden ist. Schwingt das Trommelfell transversal

hin und her, so werden seine Schwingungen durch den Winkelhebel auf die Membran des ovalen Fensters übertragen.

Der Schallleitungsapparat des Mittelohrs ist so eingerichtet, dass er durch Schallschwingungen von sehr verschiedener Schwingungszahl in gleichem Masse in Mitschwingungen versetzt wird.

Eine freie, flach ausgespannte Membran gibt, wenn sie angeschlagen wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe von der Grösse und Spannung der Membran abhängig ist; sie gerät dann in besonders starke Mitschwingung, wenn in ihrer Nähe ein Ton von derselben Höhe wie ihr Eigenton erzeugt wird. Das Trommelfell hat keinen bestimmten Eigenton wegen seiner komplizierten Gestalt (trichterförmige Einziehung durch den eingelagerten starren Hammerstiel). Es kann durch viele verschiedene Töne in gleichem Masse in Mitschwingung versetzt werden.

Der Schallleitungsapparat des Ohres besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung, d. h. er vollführt keine merklichen Nachschwingungen, wenn der Ton, der ihn in Mitschwingung versetzt hat, aufgehört hat, zu wirken.

An den Gehörknöchelchen inserieren folgende Muskeln:

1. Tensor tympani, der in einem parallel der Tuba Eustachii verlaufenden Knochenkanal liegt und mit seiner über einen Knochenvorsprung gebogenen Sehne am Hammerstiel ansetzt. Seine Kontraktion zieht den Hammerstiel nach innen und spannt das Trommelfell stärker. Er wird vom Trigeminus innerviert.

2. Stapedius, dessen Sehne von hinten her am Kopf des Steigbügels angreift. Er wird vom Facialis innerviert.

Die Funktionen der Muskeln sind noch nicht aufgeklärt. Sie haben vielleicht die Aufgabe, bei sehr starkem Schall den Schallleitungsapparat so zu fixieren, dass die Schwingungen geschwächt und die Gehörnerven nicht zu stark gereizt werden. Der Tensor tympani könnte durch stärkere Spannung des Trommelfells auch eine Anpassung an sehr hohe Töne bewirken.

Von dem Grunde der Paukenhöhle geht in der Richtung nach vorn unten ein enger Kanal, die Tuba Eustachii (E Fig. 38), ab, die das Mittelohr mit dem Rachenraum verbindet. Die Paukenhöhle und Tuba Eustachii sind mit Schleimhaut ausgekleidet. Die Tuba Eustachii ist gegen den Rachenraum gewöhnlich geschlossen durch eine Schleimhautfalte. Sie wird bei jedem Schlucken für kurze Zeit geöffnet durch Kontraktion des Musculus tensor und M. levator palati mollis. Durch Oeffnen der Tuba findet ein Ausgleich des äusseren Luftdrucks mit dem Luftdruck in der Paukenhöhle statt, der

für die normale Schallleitung im Mittelohr unerlässlich ist. Wenn infolge katarrhalischer Schwellung der Tubenschleimhaut die Oeffnung der Tube nicht mehr erfolgt, treten Gehörstörungen ein. Die Tubenschleimhaut trägt Flimmerepithel, das den Schleim in der Richtung zur Rachenhöhle hin bewegt.

c) **Die Schallleitung im inneren Ohr.**

Das innere Ohr oder Labyrinth ist ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum im Felsenbein, in dessen äusserer Wand das ovale und das runde Fenster sind.

Der vordere Teil des inneren Ohres ist die Schnecke (A Fig. 38), ein in $2^1/_2$ Windungen spiralig gewundener Kanal, der durch eine Scheidewand in zwei Gänge geteilt ist. An der Schneckenkuppe kommunizieren die Gänge, weil hier die Scheidewand unterbrochen ist (Helikotrema). Der eine Gang, die Scala vestibuli, öffnet sich an der Schneckenbasis nach dem mittelsten Teile des Labyrinths, dem Vestibulum zu, das von dem Mittelohr durch die Membran des ovalen Fensters getrennt ist. Der andere Schneckengang, die Scala tympani, endet an der Basis in dem runden Fenster (vergl. auch Fig. 40 und 41).



Fig. 40. Querschnitt durch die Schnecke.

Im Labyrinth geht also der Weg vom ovalen zum runden Fenster durch die Schneckengänge hindurch. Durch die Schwingungen der Membran des ovalen Fensters wird auch das Labyrinthwasser in Mitschwingung versetzt und zwar vorzugsweise in der Schnecke, weil durch die Schnecke der Weg vom ovalen Fenster zu der anderen nachgiebigen Stelle der Labyrinthwand, nämlich der Membran des runden Fensters führt. Nur dadurch, dass hier eine nachgiebige Stelle ist, wird eine Bewegung des Labyrinthwassers ermöglicht. Die Scheidewand des Schneckenkanals ist zum Teil membranös; die Schwingungen des Labyrinthwassers werden auf diese Membran übertragen. Diese Membran trägt nun die schallempfindlichen Apparate, die durch die Schwingungen erregt werden.

2. **Die Schallempfindung.**

a) **Der schallempfindliche Apparat** (Fig. 41).

Die Scheidewand des Schneckenkanals besteht aus:

1. der Lamina spiralis ossea (lso), die von der Achse (Modiolus) der Schnecke aus in das Lumen des Schneckenkanals hineinragt;

2. der Lamina spiralis membranacea, die die Fortsetzung der Lamina ossea bis zur äusseren Schneckenwand bildet. Sie besteht aus der von parallelen Querfasern zusammengesetzten Basilar-

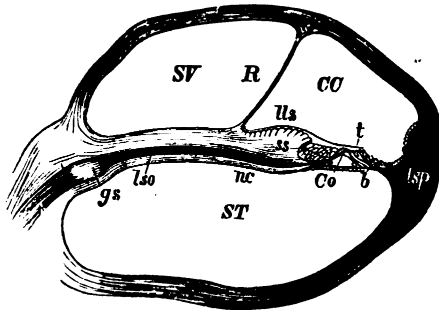


Fig. 41. Durchschnitt einer Schneckenwindung (nach Rauber). SV: Scala vestibuli. ST: Scala tympani. CC: Scala media oder Canalis cochleae. lso: Lamina spiralis ossea. Von lls bis lsp: Lamina spiralis membranacea. b: Membrana basilaris. Co: Cortisches Organ. nc: Nervenbündel. R: Membrana Reissneri.

membran (b) und dem auf dieser Basilarmembran aufgebauten schallempfindlichen Apparate, dem Cortischen Organ (Co). Letzteres besteht aus:

1. Den Cortischen Bögen (CC Fig. 42), d. s. je zwei S-förmig gekrümmten, auf der Basilarmembran stehenden Pfeilern, einem inneren und einem äusseren, die mit ihren oberen Enden einander zugeneigt und verbunden sind.

2. Den Cortischen Zellen oder Haarzellen (h), zylindrischen Zellen, von denen eine innen und 3—4 aussen von jedem Bogen stehen. Sie tragen an ihrer freien Oberfläche Härchen, welche durch die Löcher der über den Zellen befindlichen Stützmembran, der Membrana reticularis, emporragen.

Das Cortische Organ wird bedeckt durch die Membrana tectoria (M. t.).

Die Membrana Reissneri (R Fig. 41), die von der Lamina spiralis ossea schräg nach oben geht und sich an die obere Schneckenwand anheftet, schliesst den Raum, in dem sich das Cortische Organ befindet, den sogenannten Canalis cochleae (CC Fig. 41)

gegen die Scala vestibuli ab. Der Canalis cochleae endigt an der Schneckenkuppe blindsackartig, an der Basis geht er über in den Binnenraum des häutigen Labyrinths.

Das übrige häutige Labyrinth (siehe Fig. 43) ist eine häutige Auskleidung des Vestibulums und des hinteren Teils des Labyrinths, der Bogengänge (siehe S. 253). Im Vorhof ist das häutige Labyrinth durch eine Einschnürung geteilt in zwei miteinander kommunizierende Säcke, den vorderen Sacculus und den hinteren Utriculus.

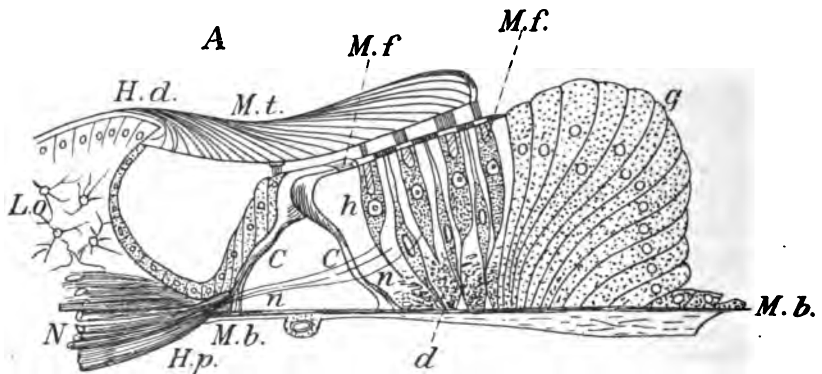


Fig. 42. Querschnitt der Lamina spiralis membranacea.
Lo: Lamina spiralis ossea. N: Nervus cochlearis. n n: Nervenfäden. C C: Cortische Bögen. M.t.: Membrana tectoria. M.b.: Membrana basilaris. h: Haarzellen. g: Stützzellen. M.f.: Membrana reticularis. d: Deitерssche Zellen. H.d.: Habenula denticulata. H.p.: Habenula perforata.

Das häutige Labyrinth ist erfüllt mit der Endolymphe, der Zwischenraum zwischen dem häutigen und knöchernen Labyrinth ist erfüllt mit der Perilymphe.

Der Nervus acusticus teilt sich in zwei Zweige:

1. Nervus cochlearis, der eigentliche Gehörnerv, tritt in die Achse der Schnecke ein, breitet seine Fasern fächerförmig in die Lamina spiralis ossea aus; seine Fasern verbinden sich schliesslich mit den Haarzellen des Cortischen Organs (siehe Fig. 42 N, nn).

2. Nervus vestibularis (siehe S. 253).

b) **Die Schallempfindung.**

Die Basilarmembran wird durch die Schwingungen der Perilymphe in Mitschwingung versetzt. Dabei werden wahrscheinlich mechanisch die Cortischen Zellen gereizt und dadurch wird die Schallempfindung hervorgebracht.

Die Qualität der Schallempfindung.

Die Schallempfindungen sind einzuteilen in Töne oder Klänge und Geräusche.

Die **Töne** oder Klänge kommen durch regelmässige Schwingungen zu stande; wir unterscheiden sie hinsichtlich ihrer Höhe und Klangfarbe.

Die **Tonhöhe** hängt ab von der Häufigkeit der Schwingungen. Ein Ton ist um so höher, je grösser seine Schwingungszahl in der

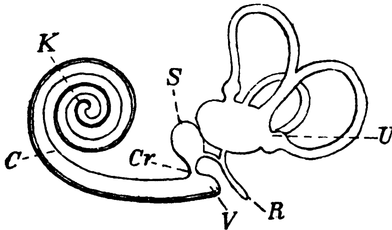


Fig. 43. Das häutige Labyrinth schematisch. U: Utriculus mit Bogengängen. S: Sacculus. C: Schnecke. K: Kuppelblindsack. v: Vorhofblindsack. Cr: Canalis reuniens. R: Ductus endolymphaticus.

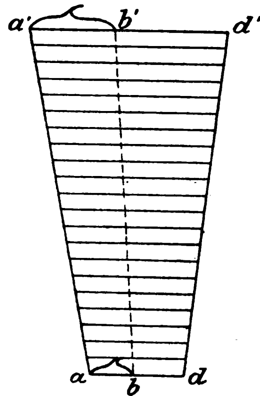


Fig. 44. Schema der abgewickelten Basilarmembran. a'd': Breite der Membran an der Kuppe, ad: an der Basis der Schnecke, a'b' und ab: Spannweite der Cortischen Bögen.

Sekunde ist. Es werden gehört Töne, deren Schwingungszahl zwischen 19 und 40000 in einer Sekunde liegt ($11^1/_2$ Oktaven). Die in der Musik verwendeten Töne haben Schwingungszahlen zwischen 33 (Contra-C) und 4000 (viergestrichenes h).

Die Zeit der Einwirkung der Töne, die nötig ist, um die Höhe des empfundenen Tones zu erkennen, ist abhängig von der Tonhöhe. Hohe Töne bedürfen einer geringeren Zeit der Einwirkung als tiefe. Um die Höhe eines Tones zu erkennen, müssen von ihm wenigstens 16 einzelne Schwingungen das Ohr treffen. Bei weniger als 16 Schwingungen wird die Tonhöhe nur ungenau erkannt. Es entsteht aber noch Schallempfindung, wenn nur 2 einzelne Schwingungen das Ohr treffen.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede der Töne ist bei verschiedenen Individuen verschieden gross. Sie hängt von Anlage und Uebung ab. Geübte Musiker sollen noch die Töne von 1000

und 1001 Schwingungszahl (1/128 eines ganzen Tones nach der in der Musik üblichen Bezeichnung) unterscheiden können.

Die Wahrnehmung verschieden hoher Töne wird durch die Resonanztheorie von Helmholtz so erklärt: Die Basilarmembran stellt einen Bandstreifen dar, der an Breite von der Kuppe zur Basis der Schnecke abnimmt (siehe Fig. 44). Das Band ist infolge seines Aufbaues aus Querfasern in querer Richtung stärker gespannt als in der Längsrichtung und verhält sich bezüglich der Resonanz wie die Saiten eines Klaviers. Singt man in ein Klavier bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton hinein, so wird durch Resonanz diejenige Saite, deren Schwingungszahl gleich der des gesungenen Tones ist, in Mitschwingung geraten, die übrigen bleiben fast ruhig. Ebenso schwingt beim Auftreffen eines Tones auf die Basilarmembran der Abschnitt der Membran mit, dessen Schwingungszahl gleich der des Tones ist. Jeder Abschnitt, der isoliert schwingen kann, erregt nur die auf ihm befindlichen Cortischen Zellen, mithin nur einige Acusticusfasern gesondert von den anderen. Die zugehörigen Gehirnzellen haben als spezifische Energie die Empfindung der bestimmten Tonhöhe.

Die **Klangfarbe** der Töne.

Die meisten Töne entstehen nicht allein für sich, sondern sind begleitet von anderen mit ihnen entstehenden Nebentönen, die in der Regel höher sind, als der Grundton und dann Obertöne heissen. Jeder einzelne Ton des Tongemisches erregt für sich eine Tonempfindung. Dadurch entsteht eine Mischempfindung, die wir als Klang bezeichnen. Die Klangfarbe ist bei ein und demselben Grundton verschieden je nach Zahl und Stärke der begleitenden Obertöne.

Ertönen gleichzeitig zwei Töne, deren Schwingungszahl in einem einfachen Verhältnis (1 : 2; 2 : 3; 3 : 4; 4 : 5) zu einander stehen, so ist der entstehende Klang angenehm: Konsonanz; ertönen gleichzeitig Töne, deren Schwingungszahlen in einem weniger einfachen Verhältnis stehen, so ist der Klang unangenehm: Dissonanz.

Aus der Mischempfindung, die durch zwei oder mehrere gleichzeitig gehörte Töne entsteht, lassen sich sehr oft die einzelnen Komponenten getrennt voneinander heraushören. Man kann z. B. einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen.

Ertönen zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig, so dass die von den beiden bewirkten Schwingungswellen abwechselnd mit Berg und Berg und mit Berg und Thal zusammenfallen, so hört man **Schwebungen** oder **Stösse,** d. s. periodisch an- und abschwellende Gehörsempfindungen. Schwebungsfrequenzen über 32 in der Sekunde bewirken Tonempfindungen, die man als **Schwebungstöne** bezeichnet.

Diese Schwebungstöne sind rein subjektiv; sie lassen sich nicht etwa wie andere Töne in einem Tongemisch durch ihre Wirkungen auf einen

Resonator nachweisen, weil sie einen Resonator nicht erregen. Die Entstehung dieser Tonempfindungen ist durch die Resonanztheorie von Helmholtz demnach nicht zu erklären.

Geräuschempfindungen kommen durch unregelmässige Schwingungen zu stande, bei der bald diese, bald jene Stelle der Basilarmembran bewegt wird.

Beim Gehörssinn kommen ähnlich wie beim Auge Erscheinungen des Anklingens und des Abklingens der Schallempfindung, sowie der Ermüdung vor.

Zwei aufeinander folgende Töne werden noch getrennt voneinander wahrgenommen, wenn zwischen ihnen ein Zeitintervall von 0,1 Sekunden liegt.

Die Beurteilung der Richtung und Entfernung, aus der der Schall kommt, ist sehr unvollkommen. Zur Beurteilung der Richtung kann das Hören mit beiden Ohren dienen. Der Schall kommt von der Seite, auf der das stärker erregte Ohr sich befindet.

§ 2. Das Sinnesorgan für die Wahrnehmung der Kopfstellungen und -bewegungen.

Der hintere Teil des knöchernen Labyrinths wird von den drei Bogengängen (Canales semicirculares) gebildet, drei C-förmig gekrümmten Knochenröhren, die vom Vestibulum ausgehen und wieder in ihm münden. Jeder Kanal besitzt an einem der beiden Enden eine erweiterte Mündung (Ampulle). Die Ebene des vorderen oberen Bogenganges steht in frontaler Richtung vertikal, die des hinteren unteren in sagittaler Richtung vertikal, die des lateralen horizontal. Die drei Ebenen, in denen die Bogengänge liegen, stehen also aufeinander senkrecht.

Die Bogengänge sind mit dem häutigen Labyrinth (siehe S. 250) ausgekleidet.

Die im allgemeinen dünne Wand des häutigen Labyrinths ist verdickt an je einer Stelle im Utriculus und Sacculus (Maculae acusticae utriculi et sacculi) und an Leisten in den Ampullen (Cristae acusticae). Die Epithelzellen, die die Innenwand des häutigen Labyrinths auskleiden, sind an den Maculae und Cristae umgebildet zu Haarzellen, deren Haare in das Innere des häutigen Labyrinths hineinragen. Diese Haarzellen stellen ein Neuroepithel dar, an das sich die Endigungen der Acusticusfasern anlegen. Zu der Macula sacculi geht ein Zweig des Nervus cochlearis, zu der Macula utriculi und den Cristae der Nervus vestibularis.

Den beiden Maculae liegt innen eine dünne gallertige Membran auf, die Otolithenmembran, deren Oberfläche kleine Hörsteine (Otolithen, aus kohlensaurem Kalk bestehend) trägt.

Die Nervenfasern des Acusticus, welche zu diesen Teilen des Labyrinths gehen, sind nach der zur Zeit herrschenden Ansicht nicht Hörnerven, sondern sie dienen für die Wahrnehmung der Haltung und Bewegung des Kopfes. Ihr Neuroepithel soll mechanisch gereizt werden entweder durch den Zug, den die Otolithen infolge ihrer Schwere ausüben, oder durch den hydrostatischen Druck der Endolymphe, der bei verschiedenen Kopfstellungen an ein und derselben Stelle verschieden gross ist, oder auch durch Flüssigkeitsströmungen in der Endolymphe, die bei Kopfbewegungen entstehen.

Von den Bogengängen und Otolithenorganen aus werden zum Teil jene reflektorischen koordinierten Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung der normalen Kopfstellung und des Körpergleichgewichts dienen. Auch kompensatorische Augenbewegungen (S. 208) werden von den Bogengängen ausgelöst. Zerstörung der Bogengänge bei Tieren hat Störungen in der normalen Haltung und Bewegung des Kopfes und des ganzen Körpers (Zwangshaltungen und -bewegungen) zur Folge; ferner treten Schwächung der Energie und des Tonus der Skelettmuskeln und Schädigung des Muskelgefühls auf.

Kapitel XXIII. **Geruchssinn.**

Das Geruchsorgan liegt in der Regio olfactoria der Nasenschleimhaut (oberste Teile der Nasenscheidewand, obere Muschel, oberer Teil der mittleren Muschel). Es besteht aus Stäbchen, die zwischen den Epithelzellen liegen und aussen in feinen Härchen, den Riechhärchen, frei endigen (siehe Fig. 45 und 46), nach innen aber verbunden sind mit den Riechzellen, deren Achsenzylinder durch die Siebbeinplatte in den Bulbus olfactorius übergehen (siehe S. 216).

Adäquater Reiz des Geruchsorgans sind Gase, die hauptsächlich mit dem Einatmungsstrom in die Nase gelangen und in die Regio olfactoria diffundieren.

Die Reizschwelle ist für manche riechende Gase sehr gering; es genügt z. B. von Moschus und Buttersäure 1 Milliontel Milli-

gramm in 1 Liter Luft zur Erregung der Geruchsempfindung, von Mercaptan sogar noch weniger.

Das Geruchsorgan ermüdet für einen Reizeindruck sehr schnell.

Der Geruchssinn hat eine grosse Zahl verschiedener Empfindungsqualitäten, die aber noch nicht zu klassifizieren sind. Misch-

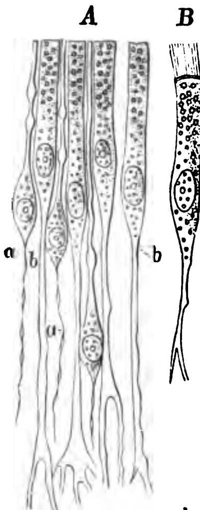


Fig. 45 (nach M. Schultze). A: Epithel der Riechschleimhaut. aa: Riechzellen. bb: Stützzellen. B: Flimmerepithelzelle vom Rande der Regio olfactoria.

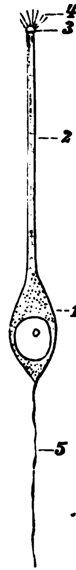


Fig. 46 (nach v. Brunn). Riechzelle des Menschen. 1: Zellkörper mit Kern. 2: Peripherer Fortsatz. 3: Endkegel. 4: Riechhärchen. 5: Zentraler Fortsatz (Beginn einer Olfactoriusfaser).

gerüche kommen vor bei Einwirkung zweier oder mehrerer riechender Stoffe auf das Geruchsorgan. Manche Gerüche vermögen sich gegenseitig vollständig aufzuheben.

Aetzende Gase bringen Tastempfindungen in der Nasenschleimhaut hervor, welche die Geruchsempfindungen begleiten können.

Kapitel XXIV. **Geschmackssinn.**

Das Geschmacksorgan besteht aus den Geschmacksknospen oder Schmeckbechern, becherförmigen Gebilden, die eine Oeffnung nach der Mundhöhle zu haben und spindelförmige Zellen enthalten (siehe

Fig. 47 und 48). Die Verästelungen der zutretenden Nervenfasern endigen zwischen diesen Zellen. Schmeckbecher finden sich im Epithel der Papillae circumvallatae, foliatae und einiger fungiformes der Zunge, dann im weichen Gaumen und in den hinteren Gaumenbögen. Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus, dessen

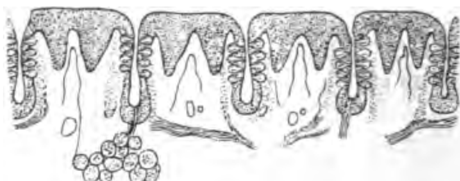


Fig. 47. Querschnitt durch die Geschmackspapillen der Zunge, in denen die Geschmacksknospen liegen.

Fasern zum Teil direkt, zum Teil durch die Jacobsonsche Anastomose und den Lingualis zum Geschmacksorgan gehen (siehe S. 217).

Adäquater Reiz des Geschmacksorgans sind flüssige, gelöste oder wenigstens im Speichel lösliche Substanzen.

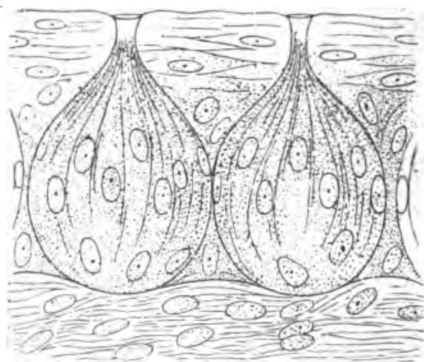


Fig. 48. Geschmacksknospen bei stärkerer Vergrösserung.

Die Intensität der Geschmacksempfindung hängt von der Konzentration der Lösungen ab. Für verschiedene schmeckende Stoffe ist die Reizschwelle verschieden. Z. B. beträgt die erforderliche Konzentration

für	Aloëextrakt . . .	1 : 900000,
„	Schwefelsäure . . .	1 : 100000,
„	Kochsalz	1 : 426,
„	Rohrzucker . . .	1 : 100.

Die Intensität der Geschmacksempfindung ist ferner um so grösser, je grösser die gereizte Schleimhautfläche ist. Die Erregung der Geschmacksempfindung wird begünstigt durch Reiben der Zunge am Gaumen.

Die vorteilhafteste Temperatur zum Schmecken liegt zwischen 10 und 35 ° C. Heisses und kaltes Wasser heben vorübergehend den Geschmack auf.

Es gibt vier Qualitäten der Geschmacksempfindung:

1. süss: bewirkt durch Zucker, Saccharin und mehrwertige Alkohole,
2. bitter: „ „ Alkaloide,
3. salzig: „ „ Neutralsalze,
4. sauer: „ „ Säuren.

Eine Lösung schmeckt um so stärker sauer, je grösser die Zahl der durch Metall vertretbaren Wasserstoffatome in der Volumeinheit ist.

Manche Autoren nehmen als 5. und 6. Geschmacksqualität noch den alkalischen und den metallischen Geschmack an.

Auch Mischempfindungen zweier oder mehrerer Geschmacksqualitäten kommen vor.

Die Geschmacksempfindung wird oft begleitet von Tastempfindungen („herber Geschmack") und Geruchsempfindungen („Geschmack des Weinbouquets").

Kapitel XXV. **Hautsinn.**

Die hier abzuhandelnden Sinnesorgane finden sich hauptsächlich in der äusseren Haut, erstrecken sich aber auch noch über einen Teil der an die Haut angrenzenden Schleimhäute von Mund, Rachen, Nase, Conjunctiva, After, Scheide und Urethra. Eine Art von diesen Sinnesorganen kommt nicht nur in der Haut und in der Schleimhaut vor, sondern findet sich in allen Organen des Körpers; das sind die Schmerzsinnesapparate.

1. Die Organe des Hautsinns.

Die Hautsinnesorgane bestehen in den Endigungen sensibler Nerven in der Haut. Diese Endigungen sind folgende:

1. Freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen.

2. Nervenkränze der Haare, welche die Haarbälge dicht unter der Mündung der Talgdrüsen umgeben.

3. Tastzellen, d. s. Zellen in den tiefsten Schichten der Epidermis und den angrenzenden Schichten der Lederhaut, an welche sich marklose Nervenfasern anlegen.

4. Endkolben, d. s. rundliche oder ovale Körperchen, bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit körnig aussehender, gallertiger Innensubstanz, in der die hinzutretenden Nervenfasern endigen. Hierher gehören:

a) Meissners Tastkörperchen, elliptische, quergestreifte Gebilde, in denen die Nervenendigungen ein kompliziertes Geflecht bilden.

b) Krauses Endkolben, zylinderförmige Gebilde, in denen der hinzutretende Achsenzylinder gerade gestreckt verläuft und frei endigt.

c) Genitalnervenkörperchen, ovale, nicht quergestreifte Körperchen, die im übrigen ähnlich den Tastkörperchen gebaut sind.

d) Vater-Pacinische Körperchen, deren Hülle aus einer grossen Zahl ineinander geschachtelter Lamellen besteht.

2. Die Qualitäten des Hautsinns.

Es gibt vier Qualitäten von Hautsinnesempfindungen, nämlich Tast-, Wärme-, Kälte- und Schmerzempfindung.

Die verschiedenen Qualitäten sind in verschiedenen Punkten der Haut lokalisiert. Es gibt Punkte, deren isolierte Erregung nur Tastempfindung auslöst, sogenannte Tastpunkte; ferner gibt es davon unterscheidbare Wärmepunkte, Kältepunkte, Schmerzpunkte.

Die vier Arten von Sinnespunkten sind nicht auf der ganzen Körperoberfläche gleichmässig verteilt. Manche von ihnen fehlen an einigen Stellen. Z. B. enthält die Mitte der Cornea nur Schmerzpunkte, keine Tast-, Wärme- und Kältepunkte. Der Rand der Cornea enthält Schmerz- und Kältepunkte, dagegen keine Wärme- und Tastpunkte. Tastpunkte fehlen auch noch auf der Glans penis. Dagegen ist ein Teil der Wangenschleimhaut frei von Schmerzpunkten.

Da, wo die vier Sinnespunkte alle zusammen vorkommen, finden sich im allgemeinen innerhalb einer gegebenen Fläche am spärlichsten die Wärmepunkte, weniger selten die Kältepunkte, wesentlich dichter die Tastpunkte und am allerengsten zusammengedrängt die Schmerzpunkte.

a) Die Tastempfindung.

Adäquater Reiz für die Tastsinnesorgane ist ein auf die Haut ausgeübter Druck. Ueber die Art der Erregung der Nervenendigungen durch den Druck ist nichts Sicheres bekannt. Erregung der Tastapparate findet nur da statt, wo gedrückte und nicht gedrückte Hautstellen aneinander grenzen, wo also ein Druckgefälle existiert.

Taucht man z. B. einen Finger in Quecksilber, so hat man an den tief eingetauchten Hautstellen keine Tastempfindung, wohl aber in dem Kreis, der an der Grenze zwischen Quecksilber und Luft liegt.

Ebenso wie durch Druck kann auch durch einen an der Haut aus-

geübten Zug Tastempfindung ausgelöst werden. Wird der Zug nur an einer sehr kleinen Hautfläche, etwa nur an einem Tastpunkt ausgeübt, so ist die entstandene Tastempfindung genau gleich der durch Druck bewirkten. Erst bei Reizung grösserer Flächen können wir Druck und Zug unterscheiden.

Die Organe für den Tastsinn sind wahrscheinlich die Haarnervenkränze und die Meissnerschen Körperchen, aus folgenden Gründen:

1. An behaarten Körperstellen liegt dicht neben der Austrittsstelle jedes Haares ein Tastpunkt. Das Haar dient als Tastapparat; es stellt einen zweiarmigen Hebel dar, dessen kurzer Arm in der Haut dem sensiblen Apparat anliegt, während der lange Arm dem Reiz zum Angriff dient.

2. An unbehaarten Körperstellen entsprechen die Tastpunkte etwa der Verteilung der Meissnerschen Körperchen.

Die Zahl der Tastpunkte ist an verschiedenen Hautstellen verschieden. Auf dem Handteller kommen 40—50 auf 1 cm^2.

Die Reizschwelle, d. i. der geringste zur Auslösung einer Tastempfindung nötige Druck, hängt ab:

1. von dem Reizorte. Am empfindlichsten sind Lippen, Fingerspitzen und Stirn. Für die Fingerspitze wird bei Reizung einer Fläche von 1 mm^2 die Reizschwelle zu 0,03 g angegeben. Am wenigsten empfindlich sind Hautstellen mit dicker Epidermis, z. B. die Schwielen der Fusssohle;

2. von der Grösse der gereizten Fläche;

Mit wachsender Reizfläche nimmt die Reizschwelle zuerst schnell ab, dann wieder langsam zu.

3. von der Geschwindigkeit der Reizeinwirkung.

Die Reizschwelle ist bis zu einer gewissen Grenze um so kleiner, je schneller der Druck auf die Haut ausgeübt wird.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für zwei verschieden grosse Druckreize entspricht bei mittleren Belastungen dem Weberschen Gesetze (siehe S. 220); die Unterschiedsschwelle beträgt hier etwa $^1/_{30}$ des einwirkenden Gewichts, d. h. man kann zwei Gewichte noch als verschieden schwer erkennen, wenn sie sich verhalten wie 29 : 30.

Für sehr geringe und sehr grosse Lasten soll das Webersche Gesetz nicht gelten.

Die Tastempfindung klingt sehr schnell an und ab. Man kann daher 460 einzelne Reizungen in der Sekunde noch gesondert voneinander unterscheiden.

b) und c) **Die Wärme- und Kälteempfindung.**

Sie entstehen entweder, wenn bei gleichbleibender Wärmeabgabe von der Hautoberfläche die Wärmezufuhr zur Haut vermehrt oder vermindert wird, oder wenn bei gleicher Wärmezufuhr die Abgabe vermindert oder vermehrt wird. Letzteres ist der Fall bei Berührung der Haut mit warmen oder kalten Gegenständen. Temperaturempfindungen werden demnach hauptsächlich durch Veränderungen der Hauttemperatur ausgelöst, weniger durch bleibende höhere oder niedrigere Temperaturen.

Bemerkenswert ist, dass eine paradoxe Kälteempfindung unter Umständen auftreten kann bei Applikation eines heissen Gegenstandes auf einen Kältepunkt.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Temperaturdifferenzen ist am grössten für Gegenstände, deren Temperatur zwischen 27 und 33° C. liegt. Man kann hier noch Temperaturdifferenzen von $^1/_{20}$° unterscheiden. Für höhere und niedrigere Temperaturen ist das Unterscheidungsvermögen geringer.

Als Organe für den Kältesinn dienen vielleicht die Krauseschen Endkolben, für den Wärmesinn die sogenannten Genitalnervenkörperchen.

d) **Die Schmerzempfindung.**

Die Erregung der Schmerzpunkte kann durch verschiedenartige Reize hervorgebracht werden. Druck- und Temperaturreize müssen, um Schmerzempfindung hervorzurufen, grösser sein, als um Tast- und Temperaturempfindungen zu bewirken.

Die Sinnesorgane für den Schmerzsinn sind wahrscheinlich die freien Nervenendigungen in der Epidermis. In der Mitte der Cornea, die nur Schmerzpunkte enthält, finden sich nur freie Nervenendigungen.

Die Schmerzempfindung klingt langsamer an und ab, als die Tast- und Temperaturempfindung. Bei kurzdauernder Reizung kann man daher wahrnehmen, dass die Schmerzempfindung nach der Tast- oder Temperaturempfindung auftritt. Man kann die von schnell aufeinander folgenden Reizen ausgelösten Schmerzempfindungen nicht mehr gesondert voneinander unterscheiden, wenn mehr als 20 Reize in 1 Sek. einwirken.

3. Die Lokalisation der Empfindungen in der Haut. Der Ortsinn.

Die vom Hautsinn herrührenden Empfindungen sind verknüpft mit der Wahrnehmung eines bestimmten Ortes der Haut. Wir vermögen auf Grund dessen den gereizten Ort anzugeben.

Als Mass des Lokalisationsvermögens dient die Raumschwelle, d. i. die kleinste Distanz, bei welcher zwei gereizte Hautpunkte noch unterschieden werden können. Das Lokalisationsvermögen ist bisher hauptsächlich für den Tastsinn untersucht worden.

Die Raumschwelle fällt verschieden aus, je nachdem man die beiden Hautpunkte gleichzeitig oder nacheinander reizt.

Die Raumschwelle bei Simultanreizung oder die Simultanschwelle ist an verschiedenen Hautbezirken verschieden; sie beträgt

an der Zungenspitze	1 mm,	an der Stirn	22 mm
„ „ Fingerkuppe	2 „	am Handrücken	31 „
„ „ Lippe . .	4,5 „	„ Oberarm u. Oberschenkel	68 „

Die Raumschwelle bei Successivreizung oder die Successivschwelle ist viel kleiner als die Simultanschwelle; sie ist gleich dem Abstand der einzelnen Tastpunkte voneinander. Für Successivreizung hat also jeder einzelne Tastpunkt seinen besonderen Ortswert.

Empfindungskreis heisst ein Hautbezirk, innerhalb dessen zwei gereizte Punkte nicht mehr getrennt wahrgenommen werden. Die Empfindungskreise sind demnach bei Successivreizung kleiner, als bei Simultanreizung.

Kapitel XXVI. Organempfindungen.

Die Organempfindungen sind Empfindungen, welche dadurch entstehen, dass durch innere Vorgänge die in den Organen befindlichen sensiblen Nerven gereizt werden.

Hier ist zu erwähnen:

1. Von allen Organen des Körpers können Schmerzempfindungen ausgehen. Die Qualität dieser Sinnesempfindung ist gleich der Hautschmerzempfindung. Das Lokalisationsvermögen für den Schmerz in den Organen ist aber ein sehr unvollkommenes.

2. Die Empfindung der Muskelspannung; sie ermöglicht uns, das Gewicht gehobener Gegenstände zu schätzen. Die Muskelsensibilität ist zu messen durch die Bestimmung der Genauigkeit, mit der gehobene Gewichte geschätzt werden.

Diese Empfindung kommt zu stande durch Reizung der sensiblen Nerven nicht nur in den Muskeln, sondern auch in den zugehörigen Sehnen. Die Sehnennerven scheinen sogar grössere Bedeutung für die Empfindung der Spannung zu haben, als die Muskelnerven, welch letztere eher Empfindungen vermitteln, die über den

Grad der Leistungsfähigkeit der Muskeln Aufschluss geben (Ermüdungsempfindung).

3. Die Wahrnehmung der Lage der Glieder des Körpers wird wahrscheinlich wesentlich durch die Gelenksensibilität vermittelt, die als dem Tastsinn der Haut verwandt anzusehen ist.

Muskel-, Sehnen- und Gelenksensibilität zusammen orientieren über die Stellungen und Bewegungen unseres Körpers.

Zentripetale Fasern aus Muskeln, Sehnen und Gelenken vermitteln auch reflektorisch koordinierte Bewegungen zur Erhaltung des Körpergleichgewichts. Es treten Störungen in diesen Bewegungen ein, wenn jene zentripetalen Bahnen leitungsunfähig geworden sind, z. B. bei Rückenmarkschwindsucht (siehe S. 197).

Von manchen Autoren wird übrigens angenommen, dass die Empfindung der Muskelanstrengung dadurch zu stande kommt, dass der Grad der Innervationsstärke der motorischen Nerven in den Zentralorganen uns direkt zum Bewusstsein kommt.

4. Es gibt schliesslich noch eine Anzahl von Organempfindungen, die von so unbestimmtem Charakter sind, dass über sie zur Zeit noch wenig Sicheres auszusagen ist; ihre Erkenntnis ist erschwert dadurch, dass sie vielfach von starken Gefühlen (Gefühl der Lust und Unlust) begleitet sind, durch die ihre Qualität verdeckt wird. Man bezeichnet sie als „Gemeingefühle“ oder „Gemeinempfindungen“. Hierher gehören z. B. Hunger, Durst, Kitzel, Jucken, Kriebeln, Schauder, Ermüdung, Wohlbehagen, Unbehagen, Schwindel, Wollust.

Von besonderem physiologischen Interesse sind von diesen Organempfindungen Hunger und Durst, weil sie die Veranlassung zur Aufnahme fester und flüssiger Nahrung bilden.

Hungerempfindung ist die Empfindung einer Leere des Verdauungskanals, die bei Anfüllung des Magens selbst mit unverdaulichen Substanzen wieder verschwindet. Bei der Erregung der Hungerempfindung scheinen demnach wesentlich die sensiblen Nerven des Magens und des Darmes beteiligt zu sein. Bei langdauerndem Hunger tritt allerdings noch eine undefinierbare Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfnis ein.

Durst ist eine Empfindung von Trockenheit im Rachen, die verschwindet, wenn man die Gaumen- und Rachenschleimhaut befeuchtet. Die Durstempfindung ist demnach bedingt dadurch, dass die sensiblen Nerven dieser Schleimhaut durch Austrocknen erregt werden.

---

3. Teil. **Fortpflanzung und Entwickelung.**

Kapitel XXVII. **Die Zeugung.**

Durch **Urzeugung** (Generatio aequivoca), d. i. Entstehung lebendiger Substanz aus lebloser Materie, müssen zwar die ersten Lebewesen entstanden sein; gegenwärtig kommt aber Urzeugung, soviel bekannt, nicht mehr vor, sondern nur Zeugung durch **Fortpflanzung,** bei der neue Lebewesen aus abgetrennten Teilen schon bestehender Lebewesen sich entwickeln.

Die Fortpflanzung kann sein:

a) eine **ungeschlechtliche** (Zeugung durch Teilung, Knospung, Sporenbildung); hierbei entwickelt sich ein abgetrenntes Stück eines Lebewesens zu einem neuen Individuum;

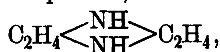
b) eine **geschlechtliche,** bei der zwei geschlechtlich differenzierte Zellen (das Ei und die Samenzelle) sich vereinigen und zusammen zu einem neuen Lebewesen sich entwickeln. Die beiden Geschlechtszellen können entweder nur einem Individuum entstammen oder zwei geschlechtlich verschiedenen Individuen (Mann und Weib).

Der Mensch pflanzt sich fort durch geschlechtliche Zeugung, indem sich die vom Weibe gelieferte Eizelle mit der dem Manne entstammenden Samenzelle vereinigt und zum neuen Individuum entwickelt.

§ 1. **Die männlichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.**

1. **Die Zusammensetzung des Samens.**

Der Samen ist eine zähflüssige, weisslich trübe, eigentümlich riechende, neutral oder alkalisch reagierende Flüssigkeit, in der körperliche Elemente, die Samenfäden oder Spermatozoën, suspendiert sind. Der Samen enthält 18 % Trockensubstanz, darunter hauptsächlich Eiweisskörper, ferner Lecithin, Cholesterin, Fette, Salze und schliesslich das Spermin, d. i. Diäthylendiamin:



$$C_2H_4{<}^{NH}_{NH}{>}C_2H_4,$$

eine Base, die im Samen als phosphorsaures Salz vorhanden ist und beim Eintrocknen des Samens krystallinisch ausfällt. Die Spermatozoën enthalten die gewöhnlichen Bestandteile kernreicher Zellen: Eiweiss, Nucleoalbumin, Nucleïn, Nucleïnbasen, Kaliumphosphat.

Die Samenkörper, Samenfäden oder **Spermatozoën,** sind Zellen, die aus einem birn- oder eiförmigen Kopf und einem daran sich ansetzenden stäbchenförmigen Mittelstück bestehen, welch letzteres übergeht in einen fadenförmigen Schwanz. Der ganze Samenfaden des Menschen ist 0,05 mm lang. Die Zellen sind protoplasmaarm, der Kopf ist der Kern, das Mittelstück und der Schwanz sind das Protoplasma.

Die Samenfäden bewegen sich durch die geisselförmige Bewegung des Schwanzes, wobei sie zugleich Drehungen um ihre Längsachse ausführen. Die Bewegung der Samenfäden ist am kräftigsten gleich nach der Entleerung des Samens. Sie wird begünstigt durch schwach alkalische Reaktion. Stark alkalische sowie saure Reaktion hemmen die Bewegung. In dem weiblichen Genitalkanal erhalten sich die Samenfäden sehr lange beweglich.

2. Die Bildung des Samens.

Die Bildung der Spermatozoën erfolgt in den gewundenen Kanälchen der Hoden. Gewisse Zellen der Wandung dieser Kanälchen wandeln sich um zu den Spermatoblasten, die in die Kanälchen hineinwachsen. Durch Zellteilung und Loslösung der neugebildeten Zellen entstehen aus den Spermatoblasten die Spermatozoën. Dabei wird der Kern der neugebildeten Zelle zum Kopf, das Protoplasma zum Mittelstück und Schwanz des Spermatozoon. Ueber die morphologischen Vorgänge im einzelnen, die sich bei der Bildung der Spermatozoën abspielen, lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend. Im Hoden wird zugleich auch in noch unbekannter Weise die Flüssigkeit gebildet, in der die Spermatozoën suspendiert sind. Die Samenbildung im Hoden geht wahrscheinlich kontinuierlich vor sich; sie wird begünstigt durch häufige Entleerung des Samens. Der im Hoden gebildete Samen gelangt in die Samenleiter, wo er sich ansammelt. Bei der Ejakulation mischen sich ihm die Sekrete der Drüsen des Samenleiters, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen bei. Ueber die Sekretion in diesen Drüsen, sowie über die Beschaffenheit und Bedeutung der einzelnen Sekrete ist kaum etwas bekannt. Das Sekret der Prostata soll das Spermin sowie den riechenden Stoff enthalten, die sich im gemischten Samen vorfinden.

3. **Entleerung des Samens. Ejakulation.**

Die Entleerung des Samens erfolgt in der Weise, dass während der Erektion durch Muskelthätigkeit der Samen aus den Samenleitern und der Harnröhre ausgetrieben wird.

a) **Die Erektion.**

Bei der Erektion füllen sich die Blutgefässe des Penis stark an. Die Anfüllung der Blutgefässe kommt dadurch zu stande, dass:

1. der Zufluss des Blutes gesteigert wird durch Erweiterung der zuführenden Arterien. Diese Erweiterung wird bewirkt durch vasodilatatorische Nerven, die Nervi erigentes (siehe S. 65);

2. der Abfluss des Blutes gehemmt wird durch Kompression der Venae profundae penis. Die Kompression dieser Venen geschieht durch Kontraktion des Musculus transversus perinei.

Das nervöse Zentrum, von dem aus die Erektion bewirkt wird, liegt im Lendenmark. Es kann erregt werden einmal reflektorisch durch Reizung sensibler Nerven des Penis, zweitens aber auch vom Grosshirn aus (durch sinnliche Vorstellungen).

b) **Die Ejakulation.**

Die Ejakulation erfolgt dadurch, dass peristaltische Kontraktionen der Muskeln der Samenleiter und Samenblasen den Samen in die Harnröhre treiben, und dass dann durch rhythmische Kontraktionen der Musculi bulbo- und ischio-cavernosi der Samen aus der Harnröhre entleert wird. Der Weg zur Harnblase wird dabei durch die Erektion des Caput gallinaginis abgeschnitten. Der Ejakulationsakt kommt reflektorisch zu stande nach Reizung der sensiblen Nerven des Penis. Das Zentrum für den Ejakulationsakt liegt im Lendenmark.

Die bei einer Ejakulation entleerte Menge des Samens beträgt 1—6 ccm.

§ 2. Die weiblichen Geschlechtsprodukte und ihre Bildung.

1. **Das Ei.**

Die weibliche Keimzelle oder das Ei ist eine runde Zelle von 0,15—0,2 mm Durchmesser; ihr Protoplasma heisst Eikörper oder Dotter, ihr Kern wird Keimbläschen, Vesicula germinativa, genannt. Das Ei ist umhüllt von der Eihaut (Zona pellucida). An dem Eidotter unterscheidet man: 1. die eigentliche lebendige Substanz, das Protoplasma oder den B i l d u n g s d o t t e r, 2. das Deutoplasma oder

den Nahrungsdotter, der nur als Nährmaterial dient. Im menschlichen Ei findet sich das Deutoplasma nur in geringen Mengen. Es ist in Form von Kugeln, den sogenannten Dotterkörnern, dem Protoplasma des Eies eingelagert. Bei manchen Tieren, z. B. bei Vögeln, kommt dagegen der Nahrungsdotter in erheblichen Mengen vor. Der Eikern ist meist kugelig, hell und doppelt konturiert; er schliesst den Keimfleck, Macula germinativa, ein. Die Eihaut ist 0,02—0,025 mm breit und radiär gestreift. Die radiäre Streifung beruht auf zahlreichen Porenkanälchen, die die Eihaut quer durchziehen.

2. **Die Bildung des Eies.**

Die Eier finden sich im Eierstock in den Graafschen Follikeln, das sind kugelige Blasen, die im reifen Zustand 10—15 mm Durchmesser haben. Die Follikel sind in das bindegewebige Stroma des Eierstockes eingebettet und umgeben von einer gefässhaltigen Kapsel. Die innere Wand dieser Kapsel wird von mehrschichtigem Epithel, der Membrana granulosa oder germinativa, ausgekleidet. Dieses Epithel findet sich an einer Stelle zu einem grösseren Zellenhaufen, dem Discus proligerus, entwickelt, in dessen Mitte das Ei liegt. Der Innenraum des Follikels zwischen dem Discus proligerus und der übrigen Follikelwand heisst Keimspalte; diese ist gefüllt mit einer gelblichen eiweisshaltigen Flüssigkeit.

Die Graafschen Follikel entstehen in folgender Weise: Die Oberfläche des Eierstocks ist mit Zylinderepithel, dem sogenannten Keimepithel überzogen, das auch die schlauchförmigen Einstülpungen der Ovarialoberfläche auskleidet. Diese Einstülpungen wachsen in die Tiefe und werden durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Die abgeschnürten Schläuche entwickeln sich zu den Graafschen Follikeln. In dem Keimepithel finden sich schon die runden Eizellen, die mit dem Epithel der Schläuche in die Tiefe wachsen. Die erste Anlage der Follikel, die Bildung des Primordialeies, erfolgt schon beim Embryo. Die Follikel haben anfangs nur 0,03 mm Durchmesser. Bei ihrer Reifung rücken sie aus der Tiefe des Stroma gegen die Oberfläche des Eierstocks vor.

3. **Die Lösung des Eies oder die Ovulation.**

Die Lösung des Eies geschieht durch Bersten des reifen Graafschen Follikels. Es nimmt dabei die Grösse und Wandspannung des Follikels durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so zu, dass die Wand platzt.

Die Stelle des Ovariums, an der der Follikel gesessen hat, vernarbt danach; die Narbe färbt sich durch eingelagertes Pigment gelb: Corpus luteum.

Der Follikelinhalt, also auch das in die Zellen des Discus proligerus gehüllte Ei gelangt dann in den Anfangsteil der Tuben, deren Fimbrien sich fest an die Ovarialfläche anlegen. Das Ei wird vom Flimmerepithel durch die Tuben in den Uterus befördert.

Beim Menschen tritt die Eilösung in regelmässigen 4wöchentlichen Perioden auf. Sie ist begleitet von einer 2—3tägigen kapillären Blutung der Uterinschleimhaut, der Menstruation. Der Blutung geht vorher eine Auflockerung der Schleimhaut mit Bildung einer Membran, der Decidua menstrualis, die nachher abgestossen wird. Bei einer Menstruation werden 100—200 g Blut entleert.

4. **Die Eireife.**

Der Befruchtung geht voraus eine Veränderung des Eies, die man als Eireife bezeichnet. Es rückt dabei der Eikern nahe an die Eihaut und teilt sich durch indirekte Kernteilung in zwei Kerne. Der eine von den beiden neugebildeten Kernen wird durch die Eihaut hindurch nach aussen ausgestossen; er heisst Richtungskörper. Dann erfolgt nochmals eine Kernteilung und die Ausstossung eines zweiten Richtungskörpers. Der nun bleibende Kern rückt wieder in die Mitte des Eies. Er wird weiblicher Vorkern genannt.

§ 3. Die Befruchtung.

Die beim Begattungsakt in die weibliche Scheide entleerten Spermatozoën wandern durch den Uterus und die Eileiter in den als Ampulle bezeichneten oberen Teil des Eileiters. Diese Bewegung erfolgt aktiv und zwar entgegengesetzt der Bewegungsrichtung, in der das Flimmerepithel die Samenfäden zu bewegen sucht.

Nach der Eilösung erfolgt die Befruchtung gewöhnlich in der Ampulle, indem eines der Spermatozoën in das Ei eintritt. Das Spermatozoon dringt in radiärer Richtung durch die Eihaut gegen die Mitte des Eies vor. Sein Schwanz löst sich im Ei auf. Der Kopf wird zu dem männlichen Vorkern oder Spermakern. Der weibliche und der männliche Vorkern nehmen alsdann erheblich an Grösse zu und wandern aufeinander zu. Sie gewinnen dabei völlig gleiches Aussehen und sind nicht mehr zu unterscheiden. Nach Verlust der Kernmembran zerfällt der Kernfaden jedes Kernes in eine Anzahl schleifenartiger Stücke. Diese Kernfadenstücke vermischen

sich. Damit ist die Grundlage zum Entstehen des neuen Lebewesens gegeben und aus der so vereinigten Ei- und Samenzelle entwickelt sich durch Kern- und Zellteilung, sowie Zelldifferenzierung das neue Individuum.

Während unbefruchtete Eier bald zu Grunde gehen, wird das befruchtete Ei, das in etwa 3 Tagen durch die Tuben in den Uterus gelangt, dort festgehalten. Es senkt sich in eine Grube der Uterusschleimhaut, welche sich stark verdickt. Die Wände der Grube verwachsen mit der Eihaut und überwuchern das Ei. Die mit der Eihaut verwachsene Stelle der Uterusschleimhaut bildet später die Placenta.

Kapitel XXVIII. **Physiologie des Embryo.**

§ 1. **Kurze Uebersicht über einige wichtige morphologische Daten der embryonalen Entwickelung.**

Durch den **Furchungsprozess** teilt sich die befruchtete Eizelle in viele Zellen. Die entstandenen Zellen legen sich in einzelliger Schicht an die Eihaut, die sich nicht an der Zellteilung beteiligt, an und lassen in der Mitte des Eies eine mit Flüssigkeit gefüllte Höhle, die Furchungshöhle, übrig. Das so entstandene Gebilde heisst Keimblase oder **Blastula.** Die einzellige Wandschicht heisst das **Ektoderm.** Die Keimblase erweitert sich unter fortwährender Zunahme der in der Furchungshöhle befindlichen Flüssigkeit. Unter dem Ektoderm bildet sich dann eine zweite Zellschicht, das **Entoderm.** Die Art der Bildung des Entoderms ist bei verschiedenen Tieren verschieden. Zwischen Ektoderm und Entoderm entsteht schliesslich an einer verdickten Stelle der Keimblase noch eine dritte Schicht, das **Mesoderm.** Aus dem Ektoderm entstehen bei der Entwickelung das Hautepithel und das Hautdrüsenepithel, das Nervensystem, das Epithel der Sinnesorgane und die Linse. Aus dem Entoderm entstehen die Epithelien des Darmkanals und seiner Drüsen und das Epithel der Harnwege. Aus dem Mesoderm entstehen Blut und Blutgefässe, die Muskeln, das Bindegewebe und die Geschlechtszellen.

Die Verdickung der Keimblasenwand, an der die Mesodermbildung stattfindet, heisst **Keimscheibe**; sie ist die erste Anlage des Embryo. Die Keimscheibe nimmt eine biskuitförmige Gestalt an;

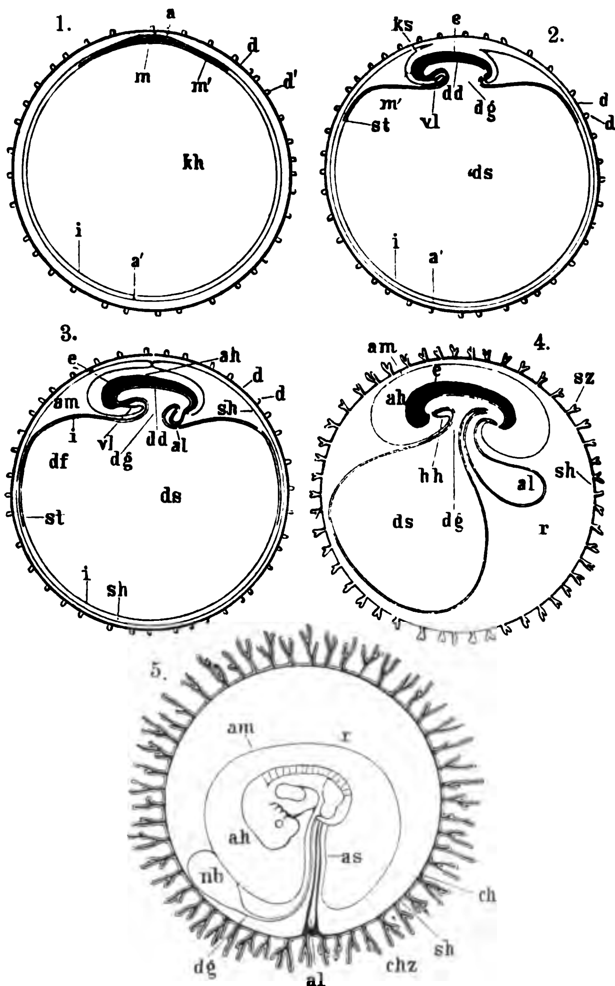


Fig. 49. Entwickelung der Eihüllen des Säugetieres (nach Kölliker).
1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryoanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten zum Amnionsack. Bildung der Allantois.
4. Verkleinerung des Dottersacks, Wachsen der Allantois. Bildung der Mund- und Afteröffnung.
5. Rückbildung des Dottersacks, Allantois mit Chorion verwachsen, Vergrösserung der Amnionhöhle.
d: Zona pellucida. d': Zotte derselben. sh: Seröse Hülle. sz: Zotten. ch: Chorion. chz: Chorionzotten. am: Amnion. ks: Kopfscheide des Amnion. ah: Amnionhöhle. as: Nabelstrang mit Amnionscheide. aa': Ektoderm. i: Entoderm. mm': Mesoderm. dd: Embryonaler Teil des Entoderms (Darmdrüsenblatt). df: Area vasculosa. st: Sinus terminalis. kh: Keimblasenhöhle. ds: Dottersack. dg: Dottergang. al: Allantois. e: Embryo. r: Raum zwischen Chorion und Amnion. vl: Ventrale Leibeswand. hh: Herzhöhle.

ihre Ränder krümmen sich alsdann einwärts und schnüren dadurch den unter der Keimscheibe befindlichen Teil der Keimblasenhöhle, d. i. die embryonale Darmhöhle, von dem übrigen Teile der Keimblasenhöhle, d. i. die Nabelblase oder der Dottersack, ab. Die Verbindung zwischen beiden Höhlen heisst, solange sie noch offen ist, Nabel- oder Dottergang (siehe Fig. 49). Das Ektoderm legt sich in einer Falte über der einwärts gekrümmten Keimscheibe zusammen. Das innere Blatt dieser Falte wächst über dem Embryo zusammen und bildet dadurch, dass es sich von der Keimblase abschnürt, die Schafhaut oder das **Amnion,** welches am Nabel in die Haut des Embryo übergeht. Das äussere Blatt der Falte legt sich an die Zona pellucida an und bildet mit dieser die seröse Hülle, später **Chorion** genannt. Auf der Oberfläche des Chorion entstehen zottenartige Auswüchse, die mit der Uterusschleimhaut verwachsen. Aus dem hinteren Teil der embryonalen Darmhöhle wächst eine schlauchförmige Ausstülpung, die **Allantois** oder der Harnsack in den Raum zwischen Dottersack und Chorion vor, deren innerer (im Embryo gelegener) Teil zur Harnblase wird. Der Allantoisschlauch verlängert sich nach aussen, bis er in der 3. Woche das Chorion erreicht, er legt sich dann dem Chorion an und bildet mit ihm zusammen die **Placenta.** Das Lumen der Allantois verschwindet; sie wird zu einem Strang, der aus Schleimgewebe besteht und **Nabelstrang** heisst.

Chronologie der embryonalen Entwickelung.

1. Monat:
   1. Woche: Wanderung des befruchteten Eies durch die Tuben, Furchung, Bildung der Blastula.
   2. Woche: Die Keimblase vergrössert sich bis zu 5 mm Durchmesser, Zottenbildung an der Eihaut, Anlage des Embryo, Bildung der Rückenfurche und des Medullarrohrs.
   3. Woche: Embryo etwa 4 mm lang. Bildung des Amnion, des Dottersackes und der Allantois. Der Dotterkreislauf ist ausgebildet.
   4. Woche: Embryo 8—11 mm lang. Die Extremitätenanlagen treten deutlich hervor. Die drei Hirnblasen sind vorhanden.
2. Monat: Der Embryo wächst bis zu 30 mm Länge. Der Dotterkreislauf geht zurück, der Placentarkreislauf entwickelt sich. Ausbildung des Gesichts, Rückbildung der Kiemenfurchen und hinteren Kiemenbögen, Gliederung der Extremitäten. Erste Ossifikationspunkte im Schlüsselbein und Unterkiefer. Bauchhöhle geschlossen, Nieren angelegt.
3. Monat: Der Embryo wächst bis zu 70 mm Länge. Beginn der Geschlechtsdifferenzierung.
4. Monat: Länge des Fötus bis zu 17 cm, Gewicht bis zu 100 g. Geschlecht deutlich. Placenta wiegt 80 g. Erste zuckende Bewegungen der Extremitäten. Im Darm Meconium.
5. Monat: Fötus bis 30 cm lang, 280 g schwer. Kopf- und Wollhaare entstehen. Beginn der Talgsekretion. Die Placenta wiegt 178 g.

6. **Monat:** Fötus bis 34 cm lang, 700 g schwer. Das Fettpolster der Haut entwickelt sich. Kindsbewegungen. Früchte, in diesem Monat geboren, machen leichte Respirationsbewegungen, sind aber nicht lebensfähig.
7. **Monat:** Fötus bis 38 cm lang, 1300 g schwer. Früchte, in diesem Monat geboren, wimmern und sind zuweilen lebensfähig.
8. **Monat:** Fötus bis 42 cm lang, 1570 g schwer. Der Descensus testiculi tritt ein, das Kind ist lebensfähig.
9. **Monat:** Fötus bis etwa 46 cm lang, 1970 g schwer.
   Die reife Frucht ist etwa 50 cm lang, 3 kg schwer.

§ 2. Stoffwechsel des Embryo.

a) Die Blutbewegung.

Bei der Erörterung der Lehre vom embryonalen Kreislauf sind zwei Perioden zu unterscheiden: 1. die Zeit des Dotterkreislaufs, 2. die Zeit des Placentarkreislaufs.

1. **Der Dotterkreislauf.** Die erste Anlage der Gefässe erfolgt in der Umgebung der Keimscheibe. Aus Zellen des Mesoderms entsteht hier eine Randvene (Sinus terminalis), von der die Blutgefässe in den embryonalen Körper hineinsprossen. Von der Wand der Vene aus wachsen nämlich solide Zellstränge in den Embryo hinein, die netzartig anastomosieren und die hohl werden unter Bildung von Intercellularräumen, welche sich mit Intercellularflüssigkeit füllen. Das Herz entsteht aus zwei symmetrischen, in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefässrohren, den primitiven Aorten, die in der Mitte zusammenwachsen zu einem Schlauch. Aus diesem Herzschlauch entwickelt sich später das Herz, indem derselbe durch S-förmige Krümmung sich teilt in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Durch eine Scheidewand, die in dem Herzschlauch entsteht, wird das rechte und das linke Herz gebildet. Aus dem Herz gehen ursprünglich zwei Aortenbogen hervor, welche die Arteriae omphalomesentericae abgeben. Die Verästelungen der letzteren führen durch die Keimscheibe zur Randvene, während umgekehrt aus der Randvene Venen zum Herzen zurückführen. Der so entstandene Gefässhof heisst Area vasculosa. Das Herz fängt gleich nach seiner Anlage als Schlauch auch an, rhythmisch zu schlagen, so dass die Blutflüssigkeit, die in dem Gefässsystem sich gebildet hat, in Zirkulation versetzt wird. Bemerkenswert ist, dass der Herzmuskel sich rhythmisch kontrahiert zu einer Zeit, wo noch keine Ganglienzellen in ihm enthalten sind.

Durch den Dotterkreislauf wird dem Embryo Nahrungsmaterial zugeführt, das vom Blute aus dem Dottersack aufgenommen wird.

Die roten Blutkörperchen entstehen zuerst in den sogenannten Blutpunkten oder Blutinseln, d. s. Zellenanhäufungen in den die Gefässe bildenden Zellsträngen. Die Zellen der Blutinseln bilden Blutfarbstoff, lösen sich los und sind dann frei in der Blutflüssigkeit suspendiert als kernhaltige rote Blutkörperchen.

2. **Der Placentarkreislauf.** Aus der Bauchaorta, die entstanden ist aus der Vereinigung der primitiven Aortenbogen, gehen die beiden Arteriae umbilicales, die Nabelarterien, durch den Nabelstrang (die Allantoiswand) zu der Stelle hin, wo letzterer in das Chorion übergeht und wo die Anlage der Placenta sich befindet. Die Arterien gehen hier in Kapillaren über. Aus diesen Kapillaren sammelt sich das Blut in der Vena umbilicalis, der Nabelvene; diese geht durch den Nabelstrang zum Nabel und von da unter der Leber her als Ductus venosus Arantii zur unteren Hohlvene.

Das rechte und das linke Herz sind zu dieser Zeit durch Scheidewände noch nicht vollständig getrennt. In der Vorhofscheidewand befindet sich noch ein Loch, die Valvula Eustachii. Auch die Lungenarterie und die Aorta sind noch durch den Rest eines primitiven Aortenbogens[1]) miteinander verbunden, den sogenannten Ductus Botalli. Das aus den Venen in den rechten Vorhof gelangende Blut strömt daher zum Teil durch die Valvula Eustachii direkt in den linken Vorhof, von da in die linke Kammer und die Aorta weiter, zum Teil geht das Blut aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer und in die Lungenarterie und von hier direkt durch den Ductus Botalli in die Aorta. Nur ein kleiner Teil des Blutes durchfliesst die embryonalen Lungen selbst. Diese Anordnung des Blutkreislaufs wird begreiflich, wenn man bedenkt, dass der Gasaustausch des Blutes beim Embryo noch nicht in der Lunge erfolgt, dass also nur so viel Blut durch die Lungen fliessen muss, als zu deren Ernährung und Wachstum nötig ist. Wenn nach der Geburt die Lungenatmung eintritt, so wird die Vorhofscheidewand des Herzens vollkommen hergestellt und der Ductus Botalli obliteriert.

Die **Placenta** ist ein sehr gefässreiches Gebilde, das aus zwei

[1]) Entsprechend den fünf Paar Kiemenbogen bilden sich auch fünf Paar Gefäss- oder Aortenbogen, die folgende Umwandelungen erleiden: Die beiden vordersten Paare obliterieren, das dritte Paar wird zur Carotis externa beiderseits, der vierte linke Bogen wird zur bleibenden Aorta, der vierte rechte zur Subclavia dextra, der fünfte linke wird zum Ductus Botalli und zur linken Lungenarterie, der fünfte rechte wird zur rechten Lungenarterie.

miteinander verwachsenen Teilen, einem uterinen und einem embryonalen, besteht. Die gefässhaltigen Zotten des embryonalen Teils ragen in weite Blutgefässräume, das sind die erweiterten Kapillaren des uterinen Teils der Placenta, hinein. Der grosse Reichtum der Placenta an Gefässen, die einerseits dem fötalen, anderseits dem mütterlichen Kreislauf zugehören, ermöglicht einen regen Stoffaustausch zwischen dem fötalen und dem mütterlichen Blut.

Die Bildung von roten Blutkörperchen erfolgt während des Placentarkreislaufs hauptsächlich in der Leber und der Milz des Embryo.

Etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab sind die embryonalen **Herztöne** zu hören, und zwar je nach der Lage des Embryo an verschiedenen Stellen über dem Uterus. Es sind das Doppeltöne, die oft begleitet sind von einem zischenden Geräusch, das durch die Zirkulation des Blutes in der Nabelschnur zu stande kommt (das Nabelschnurgeräusch). Die Frequenz der Herztöne beträgt beim Embryo 120—160 in der Minute. Sie wird durch Bewegungen des Embryo vergrössert.

b) **Die Atmung.**

Hinsichtlich der Atmung sind beim Embryo auch zwei Perioden zu unterscheiden. In der ersten Periode, die mit der Periode des Dotterkreislaufs zusammenfällt, wird dem Embryo noch nicht durch besondere Organe Sauerstoff zugeführt und Kohlensäure abgeführt. Die eigentliche Atmung des Embryo beginnt erst mit dem Placentarkreislauf. Die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe des embryonalen Blutes findet aber nicht in der Lunge, sondern in der Placenta statt. Der Sauerstoff wird aus dem arteriellen mütterlichen Blut aufgenommen und die Kohlensäure an dieses Blut abgegeben.

Der Stoffwechsel des Embryo und dementsprechend auch das Atembedürfnis ist gering. Es genügt der Gasaustausch in der Placenta, um den Embryo im Zustande der Atemruhe (Apnoë) zu erhalten. Freilich hört dieser Zustand sofort auf, wenn etwa durch Kompression der Nabelschnur oder durch vorzeitige Lösung der Placenta der normale Gasaustausch des embryonalen Blutes gehemmt ist. Es kommt dann zu Sauerstoffmangel und zu Kohlensäureanhäufung im embryonalen Blut, wodurch das Atemzentrum erregt und vorzeitige Atembewegungen ausgelöst werden.

Die Lungen entwickeln sich im Embryo als paarige Ausbuchtungen der ventralen Wand des Schlunddarms und sind noch luft-

leer (atelektatisch); die Alveolen sind zwar vorgebildet, aber ausgefüllt von kubischen Epithelzellen. Ein negativer Druck im Pleuraraum ist noch nicht vorhanden. Wenn durch den ersten Atemzug nach der Geburt Luft eingesogen wird, so platten sich die Epithelzellen der Alveolen ab; die Alveolen selbst werden lufthaltig, und es entsteht nach einiger Zeit auch der negative Druck im Pleuraraum. Ueber die Ursache der Entstehung dieses negativen Drucks lauten die Angaben der Autoren noch widersprechend.

c) **Die Ernährung des Embryo.**

Alles Nahrungsmaterial, das der Embryo zu seinem Stoffwechsel und Wachstum nötig hat, bezieht er aus dem mütterlichen Organismus. Auch hinsichtlich der Ernährung sind zwei Perioden zu unterscheiden, von denen die eine mit der Periode des Dotterkreislaufs, die andere mit der Periode des Placentarkreislaufs zusammenfällt. Im ersteren Falle nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in das Blut auf aus dem Dottersack. In den Dottersack selbst gelangt das Nahrungsmaterial in der Weise, dass es aus den Gefässen der Uterusschleimhaut durch diese Schleimhaut und die Eihüllen transsudiert. Während des Placentarkreislaufs dagegen nimmt der Embryo sein Nahrungsmaterial in der Placenta aus dem mütterlichen Blut auf. Die Nahrungsstoffe transsudieren aus den mütterlichen Placentargefässen in die embryonalen Placentargefässe. Da der Dottersack nach Herstellung des Placentarkreislaufes für die Ernährung keine Bedeutung mehr hat, so nimmt er an Grösse allmählich ab und verschwindet bis auf einen kleinen Rest, das Nabelbläschen.

d) **Die Sekretionen des Embryo.**

1. **Das Meconium.**

Das Meconium ist eine dunkelbraungrüne Masse von pechartiger Konsistenz, welche in dem Darmkanal des Embryo sich findet und bald nach der Geburt entleert wird. Es enthält 20—28 % Trockensubstanz, darunter Mucin, Gallensäuren, Gallenfarbstoffe (Bilirubin und Biliverdin, aber kein Hydrobilirubin), Cholesterin, Fette, Seifen. Solche Substanzen, die im Kot des Erwachsenen vorkommend auf eine Darmfäulnis hinweisen, fehlen im Meconium. Das Meconium ist anzusehen als das eingedickte Sekret der Drüsen des Darmkanals, und seine Zusammensetzung weist darauf hin, dass an dieser Sekretion sich hauptsächlich die Leber beteiligt.

Die Leber tritt frühzeitig auf als paarige Ausstülpungen der

Darmwand in Form der primitiven Lebergänge, die sich verästeln zu den Gallengängen. Schon im 3. Monat beginnt die Lebersekretion.

2. **Die Bildung des Fruchtwassers.**

Das Fruchtwasser oder der Liquor amnii ist die Flüssigkeit, die in der Amnionblase sich befindet und den Embryo umgibt. Sie reagiert schwach alkalisch, ihr spezifisches Gewicht schwankt innerhalb weiter Grenzen: 1,002—1,028. Sie enthält etwas Eiweiss, Salze und ferner Harnstoff, Allantoin und Kreatinin. Das Fruchtwasser wird nicht nur vom Embryo gebildet, sondern auch vom mütterlichen Organismus. Der Beweis, dass das Fruchtwasser zum Teil dem mütterlichen Organismus entstammt, ist erbracht durch die Beobachtung, dass indigschwefelsaures Natrium intravenös dem mütterlichen Organismus injiziert, in das Fruchtwasser übergeht, ohne im Embryo selbst gefunden zu werden. Doch ist das Fruchtwasser zum Teil auch ein Ausscheidungsprodukt des Embryo, und zwar sein Harn, der in die Amnionhöhle entleert wird.

Bei der Entwickelung der Harnorgane entstehen zuerst die Urnieren oder die Wolfschen Körper, das sind zwei beiderseits neben der Wirbelsäule gelegene langgestreckte drüsige Organe mit knäuelförmig gewundenen Harnkanälchen, die an ihrem blinden Ende einen Gefässknäuel tragen, an ihrem freien Ende aber einmünden in einen gemeinsamen Gang, den Wolfschen Gang. Dieser mündet in die Kloake, deren vorderer Teil durch die Anlage des Perineum zur Harnröhre wird. Später entstehen die bleibenden Nieren beiderseits durch Einstülpungen vom hinteren Ende des Wolfschen Ganges aus. Diese Einstülpungen verästeln sich. Die Verästelungen werden zu den Harnkanälchen der Niere und an ihren blinden Enden legen sich die Gefässknäuel an. Der Wolfsche Gang obliteriert beim Weibe, beim Manne wird er zum Samenleiter.

3. **Die Sekretion von Hauttalg** erfolgt vom 5. Monat an. Der ausgeschiedene Hauttalg bildet auf der Haut eine fettige Schicht, welche Vernix caseosa genannt wird.

Die Entfernung der Stoffwechselendprodukte aus dem embryonalen Körper geschieht übrigens nicht nur durch Drüsen (Leber und Niere), sondern sie kann auch erfolgen durch den Stoffaustausch des embryonalen Blutes mit dem mütterlichen Blut in der Placenta.

e) **Der Gesamtstoffwechsel.**

Die Gesamtstoffwechselgrösse ist beim Embryo sehr gering, weil das Bedürfnis einer grossen Wärmeproduktion nicht vorliegt, denn die Wärmeabgabe des Embryo ist verschwindend klein. Auch Muskelbewegungen, welche die Stoffwechselgrösse steigern könnten, kommen beim Embryo nur in geringem Masse vor. Das zugeführte Nahrungsmaterial dient daher hauptsächlich zum Wachstum der Frucht.

§ 3. Kraftwechsel und Kraftauslösung beim Embryo.

a) **Muskelbewegungen.**

Die erste Anlage der Skelettmuskeln findet sich im 2. Monat der Schwangerschaft.

Muskelbewegungen treten beim Embryo, wenn wir absehen von der Bewegung des Herzens, zuerst auf im 5. bis 6. Monat der Schwangerschaft. Sie bestehen in stossenden Bewegungen der Glieder gegen die Uteruswand. Die Kindsbewegungen scheinen reflektorisch zu stande zu kommen; sie werden stärker, wenn man die Frucht durch die Bauchwand der Schwangeren hindurch stösst oder drückt.

Am Ende der Schwangerschaft treten auch zuweilen schwache rhythmische Atembewegungen auf, ferner kommen Saug- und Schluckbewegungen vor, was daran zu erkennen ist, dass sich verschlucktes Fruchtwasser im Fötus findet.

b) **Entwickelung der Funktionen des Nervensystems.**

Anhaltspunkte zur Beurteilung der Entwickelung der Funktionen des Nervensystems liefern die Untersuchungen über die Markscheidenentwickelung. Die Nervenfasern besitzen nicht gleich vom Beginn ihrer Entstehung ab ihr Nervenmark, sondern erhalten dieses später, und zwar funktionell verschiedene Nervenfaserstränge zu verschiedenen Zeiten. Die Markscheidenentwickelung lässt sich leicht untersuchen, weil die marklosen Faserstränge grau, die markhaltigen weiss aussehen. Es ist anzunehmen, dass die Funktion der Nervenfaserstränge erst dann vollständig ausgebildet ist, wenn die Markscheiden sich entwickelt haben.

Im Rückenmark entwickelt sich zuerst das Mark in den Nerven der hinteren und vorderen Wurzeln, d. h. den Fasern, welche die direkten Reflexbahnen bilden. Danach erhalten ihr Mark die Vorder- und Seitenstranggrundbündel und die Burdachschen Stränge,

d. s. Bündel, welche hauptsächlich Fasern für die indirekten Reflexbahnen enthalten. Sodann entwickelt sich das Mark der langen sensiblen Bahnen, die zum Gehirn führen und zuletzt erst das Mark der langen motorischen Bahnen, die aus dem Gehirn führen. Aus dieser Reihenfolge der Markscheidenentwickelung ergibt sich, dass im Rückenmark zunächst die einfachsten Reflexe auftreten, dass dann die komplizierteren ausgebreiteten Reflexe folgen, und dass erst danach die Bahnen sich entwickeln, welche das Zustandekommen der Sinnesempfindungen und der willkürlichen Bewegungen vermitteln.

Auch in den Stabkranzfasern für die Sinnessphären des Grosshirns entwickeln sich zuerst die zentripetalen Nerven, danach erst die entsprechenden zentrifugalen, so dass also die Bedingungen zum Entstehen von Sinnesempfindungen früher gegeben sind, als die Bedingungen zum Entstehen von willkürlichen Bewegungen. Die Fasern für die Sinnessphären entwickeln sich übrigens zum Teil erst nach der Geburt (siehe S. 282).

Im verlängerten Mark dagegen kommen frühzeitig Zellengruppen vor, deren Achsenzylinderfortsätze in Fasern der Vorder- und Seitenstränge des Rückenmarks übergehen (also zentrifugale Fasern); diese Fasern lassen ihre Markscheiden schon zu einer Zeit erkennen, wo die sensiblen Wurzeln des verlängerten Marks noch kein Nervenmark besitzen. Jene Zellen und Fasern sind also schon fertig ausgebildet und funktionsfähig zu einer Zeit, wo die hinteren Wurzeln noch embryonal erscheinen. Das weist darauf hin, dass diese Zentren automatisch und nicht reflektorisch thätig sind. Die sensiblen Nerven wirken nach ihrer Ausbildung auslösend, eventuell regulierend auf diese Zentren ein, welche schon vorher existierten und funktionsfähig waren. Es ist hier zu erinnern an die Thatsache, dass im verlängerten Mark die für die Erhaltung der vegetativen Funktionen wichtigen, automatisch thätigen Nervenzentren liegen.

Ueber die physiologische Entwickelung der Sinnesorgane im Embryo ist wenig zu sagen. Für das embryonale Leben können überhaupt nur der Tastsinn und der Schmerzsinn, vielleicht noch einige Organempfindungen, in Betracht kommen. Diese vermitteln offenbar die reflektorisch entstehenden Kindsbewegungen.

§ 4. **Die Geschlechtsdifferenzierung.**

Die Geschlechtsorgane entwickeln sich, indem an der ventralen Seite der Urniere die Keimdrüse und ein besonderer Gang, der Müllersche Gang, entsteht, der ungefähr parallel dem Wolfschen

Gang verläuft und auch in die Kloake ausmündet. Beim Manne wird die Keimdrüse zum Hoden, die Urniere zum Nebenhoden und der Wolfsche Gang zum Samenleiter, der Müllersche Gang dagegen obliteriert bis auf ein ganz kleines Rudiment, den Utriculus masculinus. Beim Weibe wird die Keimdrüse zum Eierstock, der Müllersche Gang zur Tube, die Einmündung der Müllerschen Gänge in die Kloake erweitert sich zum Uterus. Der Wolfsche Gang verschwindet. Ueber die Ursache dieser Geschlechtsdifferenzierung ist nichts bekannt.

Kapitel XXIX. Schwangerschaft, Geburt und Wochenbett.

Die Entwickelung der Frucht im Mutterleibe geht einher mit folgenden Veränderungen im mütterlichen Organismus. Der Uterus zeigt eine Zunahme der Zahl und Grösse seiner Muskelfasern. Dadurch kommt eine gewaltige Massenzunahme des ganzen Uterus zu stande. Während der jungfräuliche Uterus eine Länge von 7 cm, eine Breite von 3,2 cm und ein Gewicht von 30,0 g hat, ist der Uterus am Ende der Schwangerschaft 37 cm lang, 26 cm breit und wiegt ungefähr 1 kg. Das intermuskuläre Bindegewebe lockert sich und vermehrt sich auch, ebenso vermehren sich Blutgefässe, Nerven und Lymphgefässe. Die Uterusschleimhaut nimmt an Dicke zu, überwuchert das Ei und wird zur äusseren Eihaut, der Decidua. Der der Uteruswand anliegende Teil der Decidua heisst Decidua vera, der das Ei überwuchernde Teil ist die Decidua reflexa. Das placentare Stück der Decidua vera wird Decidua serotina genannt. Mit zunehmender Grösse steigt der Uterus in das grosse Becken, drängt die Baucheingeweide zur Seite und das Zwerchfell in die Höhe. Die Ovulation und die Menstruation bleiben während der Schwangerschaft aus.

Die Brüste schwellen schon in den ersten Monaten der Schwangerschaft an; die Warzen und der Warzenhof färben sich dunkler, die Milchdrüsen entleeren spontan oder auf Druck hin eine helle wässerige Flüssigkeit.

Der Stoffwechsel ist während der Schwangerschaft erhöht.

Die Schwangerschaft dauert vom Tage der letzten Menstruation an gerechnet etwa 270—280 Tage.

Die Ausstossung der reifen Frucht am Ende der Schwangerschaft oder die **Geburt** erfolgt dadurch, dass die Muskeln des Uterus sich kontrahieren und so auf seinen Inhalt einen Druck ausüben. Die Drucksteigerung im Uterus bei den Kontraktionen kann bis zu 100 mm Quecksilbersäule betragen. Durch die Kontraktion wird die Frucht gegen den Cervicalkanal gedrückt. Dieser erweitert sich und verstreicht, so dass Gebärmutterhöhle und Scheide schliesslich einen gemeinsamen Schlauch bilden. Die Eihäute, die von der Uterusschleimhaut gebildete Decidua reflexa, das Chorion und das Amnion, zerreissen, das Fruchtwasser fliesst ab. Durch weitere Kontraktionen des Uterus wird das Kind durch das Becken und die Scheide hindurchgetrieben und, in der Regel mit dem Kopfe voran, ausgestossen. Begünstigt wird das Austreiben des Kindes durch Mitbeteiligung der Bauchpresse. Bald nach der Geburt des Kindes wird durch weitere Kontraktionen der Uteruswand auch die Placenta abgelöst und unter mässiger Blutung samt den Eihäuten ausgestossen (Nachgeburt).

Die Innervation des Uterus erfolgt durch Nerven, die aus dem untersten Teil des Brustmarks und dem Lendenmark austreten. Ein Teil davon verläuft zunächst in sympathischen Bahnen und gelangt von da zur Uterusmuskulatur. Ein anderer Teil der Nerven geht direkt mit den Sakralnerven zum Uterus. Das Zentrum für die Uteruskontraktionen liegt im Lendenmark. Es wird reflektorisch erregt durch Reize, die ihm von zentripetalen Uterusnerven zugeleitet werden. Diese zentripetalen Nerven werden gereizt durch die Spannung, in welche der wachsende Fötus die Uteruswand versetzt. Bei Hunden, deren Lendenmark von dem übrigen Zentralnervensystem isoliert wurde, ist noch ein normaler Verlauf des Geburtsaktes beobachtet worden.

Die Dauer des ganzen Geburtsaktes ist verschieden. Bei Erstgebärenden kann sie bis zu 20, bei Mehrgebärenden bis zu 15 Stunden betragen. Während des Geburtsaktes nehmen die Uteruskontraktionen allmählich an Intensität, Dauer und Häufigkeit zu bis zur Austreibung des Kindes. Die Kontraktionen sind mit Schmerzen verbunden und werden deshalb Wehen genannt. Bei jeder Wehe zeigt sich eine mässige Steigerung der Temperatur und Pulsfrequenz, sowie der Schweisssekretion.

Nach der Geburt bildet sich der Uterus zurück und nimmt seine normale Gestalt wieder an, indem viele Muskelzellen der fettigen Degeneration anheimfallen. Die Innenfläche des Uterus erhält

eine neue Epitheldecke, etwa nach 4 Wochen ist die Regeneration der Schleimhaut beendigt. Solange die Schleimhaut noch nicht regeneriert ist, verhält sie sich wie eine Wundfläche und scheidet dementsprechend Wundsekret ab. Dieses Sekret, das nach aussen ausfliesst, heisst Wochenfluss oder Lochien. Die Lochien sind in den ersten Tagen blutig, vom 5. Tage an serös, später werden sie weisslichgrau.

Die Brüste schwellen am 2.—3. Tage nach der Geburt stark an. Das anfangs entleerte Sekret — das Colostrum —, eine dicke, gelblich gefärbte Flüssigkeit, enthält Colostrumkörperchen (siehe S. 94), vom 3. Tage an wird das Sekret zur eigentlichen Milch. Die darauf folgende Laktationsperiode dauert etwa 10 Monate. Während der Laktationsperiode bleibt meist die Menstruation aus.

Kapitel XXX. Die Entwickelung des Körpers nach der Geburt.

§ 1. Das Säuglingsalter.

Das Säuglingsalter ist die Zeit, in der der Körper sich nur von flüssiger Nahrung und zwar von Milch ernährt. Da die Bildung der ersten Zähne den Beginn der Zeit kennzeichnet, in der auch feste Speisen aufgenommen werden können, so ist das Säuglingsalter demnach zu rechnen von der Geburt bis zur ersten Dentition.

a) **Der Kreislauf und die Atmung des Säuglings.**

Gleich nach der Geburt hört die Zirkulation in den Nabelgefässen auf. Die Nabelschnur schrumpft. Schneidet man sie alsdann an, so tritt in der Regel keine Blutung auf. Um jedoch eine mögliche Nachblutung aus der Nabelschnur zu verhindern, pflegt man sie zu unterbinden und dann jenseits der unterbundenen Stelle durchzuschneiden. Tiere beissen die Nabelschnur durch. Der am Kinde bleibende Rest der Nabelschnur trocknet ein und fällt nach einigen Tagen ab. Der Nabel selbst eitert noch einige Zeit und vernarbt nach 12—14 Tagen.

Gleich nach der Geburt erfolgt der erste Atemzug. Dabei füllen sich die Alveolen der Lungen mit Luft und ihre Epithelien werden abgeplattet. Zugleich strömt das Blut in reichlicherem

Masse durch die Lungengefässe. Der Ductus arteriosus Botalli obliteriert allmählich, und auch die Scheidewand zwischen beiden Vorhöfen stellt sich vollständig her. Ferner obliterieren die im Körper befindlichen Teile der Nabelarterien und -venen zu bindegewebigen Strängen.

Die Pulsfrequenz beträgt in den ersten Wochen 120—140 Schläge in der Minute, im 2. Jahre 110. Die Zahl der Atemzüge beträgt bei Neugeborenen 44 in der Minute, später bis zum 3. Jahre 35—40.

b) Die Ernährung und das Wachstum des Säuglings.

Die normale Nahrung für den Säugling ist die Muttermilch. Jeder Ersatz für die Muttermilch (z. B. Kuhmilch oder künstliche Präparate) ist nur als Notbehelf anzusehen und wird sehr häufig vom Säugling schlecht vertragen. Das durchschnittliche Quantum Milch, welches der Säugling zu sich nimmt, ist folgendes:

am	1.	Tag	30 g,	am	3.	Tag	400 g,
„	2.	„	150 „	„	4.	„	550 „

nach 1 Monat 650, nach 3 Monaten 750, nach 4 Monaten 850, nach 6—9 Monaten 950 g täglich.

Die Länge des Kindes beträgt bei der Geburt ca. 50 cm. Der Säugling wächst im 1. Monat um 4, im 2. Monat um 3, im 3. Monat um 2 und in den folgenden Monaten um 1—1,5 cm. Die gesamte Zunahme beträgt etwa 20 cm im 1. Jahre, 9 cm im 2., 7 cm im 3. Das Gewicht des Neugeborenen ist bei der Geburt rund 3 kg. Unmittelbar nach der Geburt verliert das Kind etwas an Gewicht und zwar im ganzen etwa 100—300 g. Dann steigt das Gewicht wieder und ist nach etwa 10 Tagen wieder gleich dem bei der Geburt. Während der 5 ersten Monate nimmt das normal ernährte Kind täglich im Durchschnitt 20—30 g zu; während der 7 folgenden täglich 10—15 g. Nach einem Jahre wiegt das Kind etwa 9 kg.

In den ersten Tagen nach der Geburt entleert das Kind durch den After das Meconium. Später sind Stuhlentleerungen des Säuglings bei normaler Verdauung gelblich und ziemlich gebunden.

c) Das Nervensystem und die Sinne des Säuglings.

Ueber die physiologische Entwickelung des Nervensystems beim Säugling ist folgendes zu sagen. Angeboren sind gewisse Reflexe und auch koordinierte Bewegungsvorgänge, und zwar diejenigen, die für die Erhaltung des Lebens von Bedeutung sind (Atembewegungen, Saug- und Schluckakt). Das Saugen erfolgt beim Säugling reflek-

torisch, wenn ein Gegenstand seine Lippen berührt. Diejenigen koordinierten Bewegungen, die dem Stehen und Gehen dienen, finden sich beim menschlichen Säugling nicht gleich nach der Geburt, sondern werden erst erlernt am Ende des 1. oder im 2. Lebensjahre, die koordinierten Bewegungen für die Sprachbildung ebenfalls zu dieser Zeit oder noch später. Die Reflexerregbarkeit ist im Säuglingsalter grösser als beim Erwachsenen. Reflexkrämpfe kommen z. B. nach verhältnismässig geringen sensiblen Reizen vor (Zahnkrämpfe, Wurmkrämpfe).

Die Leitungsbahnen für die Sinnessphären des Grosshirns sind zur Zeit der Geburt noch nicht alle markhaltig. Die Bahnen für die Sehsphäre entwickeln ihr Mark erst zur Zeit der Geburt, die Bahnen für die Hörsphäre erst nach der Geburt. Die Associationsfasern entwickeln sich erst vom 3. Monat nach der Geburt ab.

Was die Entwickelung der Sinne anlangt, so liegen folgende Angaben über die des Gesichtssinnes vor: Etwa in der 5. Woche treten Fixation, associierte Augenbewegungen, Lidschlussreflexe durch Belichtung der Macula lutea und akkommodative Pupillenreaktion auf; dagegen erfolgt erst im 5. Monat die Entwickelung der Orientierung im Gesichtsfeld, der Blickbewegungen und des Lidschlussreflexes auch von der Peripherie der Retina her. Bis zum 5. Monate werden die exzentrischen Gesichtseindrücke nicht verwertet. Das Kind benimmt sich so, als ob sein Gesichtsfeld hochgradig eingeengt wäre. Ein fixiertes Objekt wird von der 5. Woche ab schon mit Augenbewegungen verfolgt, während exzentrisch bewegte Objekte in der ersten Zeit keine Augenbewegungen zur Fixation auslösen. Der Säugling sieht im Anfang die Gegenstände noch nicht körperlich und es fehlt ihm ein Urteil über die Grösse und Entfernung der Objekte. Das Kind greift z. B. nach dem Mond. Ferner wird angegeben, dass der Farbensinn nicht von Geburt an schon vorhanden sei. Die Farbenempfindung soll sich erst vom 16. Lebensmonate an entwickeln und die vollendete Farbenempfindung sogar erst im 5. oder 6. Lebensjahre vorhanden sein und zwar zuerst im Zentrum, später in der Peripherie der Netzhaut.

Die übrigen Sinne sind von Geburt an schon in Funktion, doch wird angegeben, dass der Gehörssinn zuerst noch unvollkommen entwickelt sei; dem entspricht auch die mangelhafte Entwickelung der Bahnen für die Hörsphäre beim Neugeborenen.

Der Uebergang des Säuglingsalters in das Kindesalter ist gekennzeichnet durch die erste Dentition.

Die ersten Zähne, die sogenannten Milchzähne, entwickeln sich in folgender Reihenfolge.

Es entstehen zwischen dem

7. und 8. Monat: die beiden mittleren unteren Schneidezähne,
8. „ 10. „ die 4 oberen Schneidezähne,
12. „ 14. „ die 4 kleinen inneren Backenzähne und die beiden unteren äusseren Schneidezähne,
18 „ 20. „ die 4 Augen- oder Eckzähne,
24. „ 34. „ die 4 kleinen äusseren Backenzähne.

Zwischen $4^1/_2$ und 5 Jahren erscheinen die 4 ersten grossen Backenzähne, welche bleibend sind.

§ 2. **Das Kindesalter.**

Das Kindesalter ist zu rechnen von der ersten Dentition bis zur Pubertät. In ihm sind die physiologischen Funktionen nicht wesentlich verschieden von denen des Erwachsenen, nur ist der Gesamtstoffwechsel relativ grösser als beim Erwachsenen, aus Gründen, die schon früher erörtert wurden (siehe S. 98), und es fehlen die Geschlechtsfunktionen. In das Kindesalter fällt überdies die 2. Dentition. Sie beginnt im 7. Jahre und reicht im wesentlichen bis zum 15. Es werden die ersten Zähne dabei in verschiedener Reihenfolge durch neue ersetzt, und zugleich kommen 4 neue grosse Backenzähne hinzu. Zwischen dem 18. und 25. Jahre, zuweilen sogar noch später, erscheinen dann schliesslich die letzten grossen Backenzähne oder Weisheitszähne.

Ueber die Veränderungen der Körpergrösse und des Körpergewichts mit zunehmendem Alter gibt die folgende Tabelle Aufschluss.

Alter	Mann		Weib	
	Länge m	Gewicht kg	Länge m	Gewicht kg
Geburt	0,5	3	0,5	3
5 Jahre . . .	1,0	15	0,95	14
10 „ . . .	1,3	25	1,2	24
15 „ . . .	1,6	44	1,5	40
20 „ . . .	1.7	60	1,6	52
30 „ . . .	1,7	65	1,6	55
40 „ . . .	1,7	65	1,6	55
60 „ . . .	1,65	62	1,52	54
80 „ . . .	1,6	58	1,5	49

§ 3. Die Pubertät.

Die Pubertät ist die Zeit der Geschlechtsreife, sie fällt in das 14.—17. Lebensjahr.

Die Pubertät ist durch mannigfache Veränderungen im Körper gekennzeichnet. Beim Manne beginnt die Samenbildung, es wachsen die Scham- und Barthaare; der Kehlkopf entwickelt sich stärker, womit der Stimmwechsel verbunden ist. Es erwacht der Geschlechtstrieb. Der männliche Charakter tritt entschiedener hervor. Bei kastrierten Kindern fallen diese Erscheinungen aus.

Beim Weibe, bei dem die Pubertät etwas früher beginnt als beim Manne, tritt die Ovulation und Menstruation auf; die Schamhaare wachsen auch und die Brustdrüsen entwickeln sich.

§ 4. Das Greisenalter, die Rückentwickelung und der physiologische Tod.

Das Alter der höchsten Reife umfasst beim Menschen das 25. bis 45. Lebensjahr. Von da ab beginnt die Rückentwickelung. Das Körpergewicht und die Körpergrösse gehen wieder etwas zurück. Die Stoffwechselgrösse nimmt ebenfalls ab. Die Funktionen der Organe lassen nach. Es entsteht im höchsten Alter eine grosse Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens, und diese führt schliesslich zum physiologischen Tode oder zum Tode an Altersschwäche. Beim Weibe beginnt die Rückentwickelung mit dem Klimakterium, welches sich durch Aufhören der Ovulation und Menstruation kennzeichnet. Das höchste vom Menschen erreichte Alter kann über 100 Jahre betragen. Die mittlere Lebensdauer des Menschen in den Kulturstaaten wird auf Grund der Sterblichkeitsstatistik zu 30 Jahren angegeben.



Sachregister.